Die „Kernaufhängung“ des Makro- und Mikronukleus bei Nyctotherusarten *(Spirotricha, Ciliata)* und die mit diesem Thema in Zusammenhang stehenden Feinstrukturen

(Eine elektronenmikroskopische Untersuchung)

(Aus dem Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin.
Direktoren: Prof. Dr. W. Ulrich und Prof. Dr. K. Günther)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der

Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Carla Stahlmann

aus Berlin

1961

1. Referent: Prof. Dr. W. Ulrich

2. Referent: Prof. Dr. K. Günther

Tag der mündlichen Prüfung: 2. Juni 1960

Tag der Promotion: 9. Dez. 1961

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Veröffentlicht in: Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 7, Heft 1 (1962)
Verlag Duncker & Humblot, Berlin

(Aus dem Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin.
Direktoren: Prof. Dr. W. Ulrich und Prof. Dr. K. Günther)

Die „Kernaufhängung" des Makro- und Mikronukleus bei *Nyctotherus*-Arten (Spirotricha, Ciliata) und die mit diesem Thema in Zusammenhang stehenden Feinstrukturen

(Eine elektronenmikroskopische Untersuchung)*

Von

CARLA STAHLMANN

(Mit 31 Abbildungen)

Eingegangen am 20. Februar 1961

I. Die Fragestellung

Seit Stein (1867) werden bei den Ciliatengattungen *Isotricha* Stein 1859 *(Holotricha)* und *Nyctotherus* Leidy 1849 *(Spirotricha)* fibrillenförmige Strukturen beschrieben, die sich vom Kern zur Peripherie des Tieres erstrecken. Diese Stränge werden „Kernaufhängung", „Karyophore" oder „Kernstiele" genannt, weil man annahm, daß sie den Kernapparat in einer bestimmten Lage fixieren.

Der Feinbau und der Verlauf dieser Strukturen sollte elektronenmikroskopisch geprüft werden. Mit der Ausbildung einer „Aufhängung" ist eine besondere charakteristische *Verteilung der Einschlußkörper im Plasma* (Speicherstoffe, Mitochondrien, Bakterien) verbunden, die beachtet werden mußte. Bei dieser Untersuchung ergab es sich, daß die fragliche „Aufhängung" kein Fibrillensystem darstellt. Deshalb sollte herausgefunden werden, was für *echte fibrilläre Strukturen* im *Nyctotherus*körper vorkommen. Die Fibrillen sind besonders häufig am Mundrohr ausgebildet, so daß

---

* Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin, 1960. Das (insbesondere in Bezug auf die angewandten Methoden) ausführliche und mit 86 Abbildungen versehene Original befindet sich im Zoologischen Institut der Freien Universität.

eine Klärung der *Morphologie des Mundrohres* erforderlich wurde.

Die Gattung *Nyctotherus* wurde als Untersuchungsobjekt gewählt, weil sie Arten mit und ohne „Aufhängung" enthält und deren Vertreter *N. ovalis* Leidy 1850 und *N. cordiformis* Stein 1859 leicht zu beschaffen sind.

II. Das Objekt

1. Die systematische Stellung von *Nyctotherus*

Es handelt sich um einen heterotrichen Ciliaten, der zu der Ordnung der *Spirotricha* gehört. *Nyctotherus* wird mit der verwandten Gattung *Plagiotoma* Stein zu der Familie *Plagiotomidae* zusammengefaßt (nach Doflein-Reichenow 1953 [7]). Keine Art der Gattung — es sind über 60[1] beschrieben — wurde bisher freilebend gefunden. Die Nyctotheren kommen in fast allen Tierstämmen vor und leben meistens als Kommensalen im Darm. Die einzige parasitische Art könnte *N. scinci* sein, die im Rectum des Skink vorkommt und Blutzellen aufnimmt (Puytorac 1954 [52]). Die genaue Form ihres Parasitismus ist nicht bekannt. Die anderen Familien der Unterordnung *Heterotricha* leben ebenfalls meist nicht frei oder in fauligem Sumpfwasser (nach Doflein-Reichenow).

2. Kurze morphologische Beschreibung auf Grund lichtmikroskopischer Untersuchungen

Ein Schema der Nyctotherusorganisation stellt die Abb. 1 dar.

Für die Bezeichnung der Körperseiten verwendet man bei den Protozoen vereinbarungsgemäß die Begriffe der Bilaterien. Bütschli (1889 [3] p. 1228) nimmt als Ausgang für die Bezeichnung der Seiten monaxone drehrunde heteropolare Formen und nennt den Pol mit der Mundöffnung vorn. Bei abgeleiteten Formen ist der Mund nach hinten gewandert. Bütschli nennt diejenige Seite Ventralseite, auf der nun der Mund liegt. Die gleichen Bezeichnungen verwendet auch Kahl (1935 [29] p. 2).

Die Nyctotheren sind jedoch nicht drehrund, sondern stark abgeflacht. Stein (1867 [73] p. 337) hält die flachen Seiten für dorsal und ventral. Bütschli dagegen glaubt, daß die Nyctotheren seitlich abgeplattet seien, so daß die schmalen Seiten dorsal und ventral darstellen. Die beiden Seitenflächen sind verschieden stark gewölbt, und die Öffnung des Mundrohres schaut mehr nach links. Meist schwimmt das Tier auf der flacheren rechten Seite. Dieser Auffassung schließen sich alle späteren Autoren an. Auch ich benutze in meiner Arbeit die Terminologie von Bütschli (vgl. Abb. 2).

Die Oberfläche des Körpers ist von einer längsgerippten Pellikula bedeckt.

Ein sehr großer Makronukleus liegt im vorderen Drittel des Tieres, ihm schmiegt sich der häufig vom Makronukleus verdeckte Mikronukleus an. Vom

---

[1] Bhatia und Gulati (1927 [2]) stellten die Arten zusammen, die bis 1927 beschrieben wurden. Eine Aufstellung der Arten für den Zeitraum von 1933—1935 gibt Wichtermann (1936 [78]), bis 1937 Zeliff (1937 [80]). Puytorac (1954 [52]) führt die in Reptilien vorkommenden Arten bis 1954 auf. Weitere Arten wurden nach Originalarbeiten zusammengestellt.

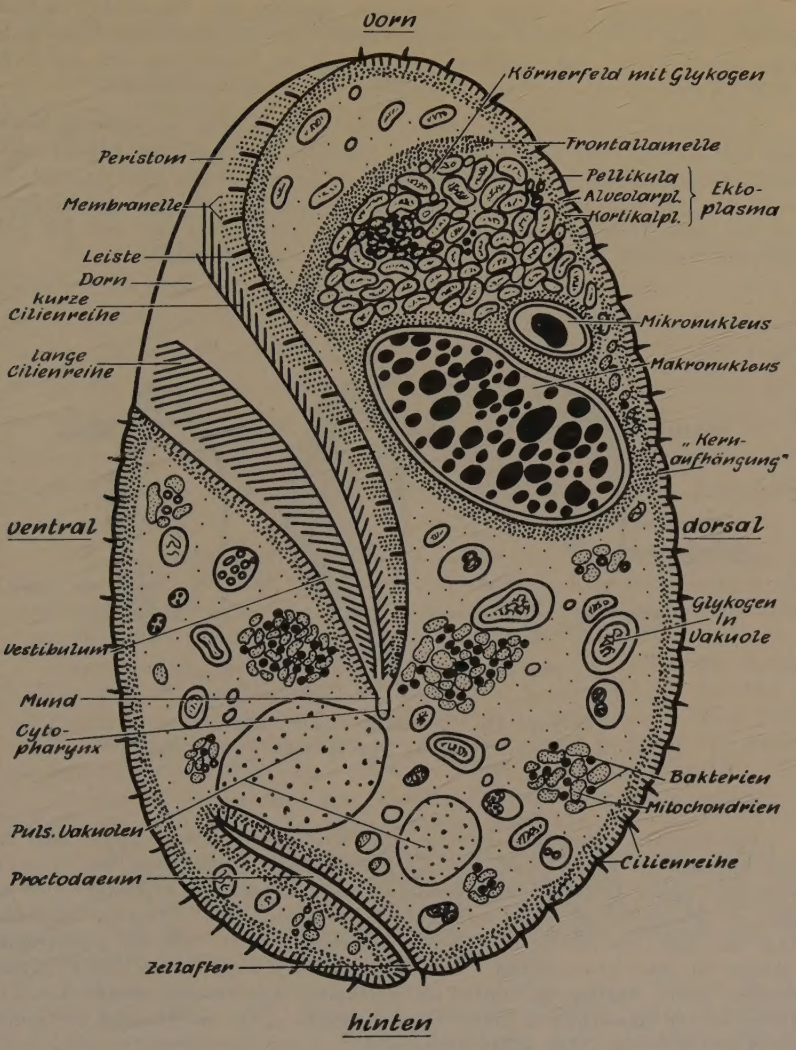

Abb. 1. Übersichtsschema von *N. ovalis*, Seitenansicht von links im optischen Längsschnitt. Nach diesem Schema sind alle Abbildungen orientiert.

Kernapparat aus scheinen zwei Bänder von dorsal nach ventral bis zur Körperoberfläche zu führen. Diese Bänder werden meist als „Kernaufhängung" bezeichnet.

Ein ähnliches Band, die Frontallamelle, liegt im vorderen Teil des Tieres; hierdurch entsteht eine Aufteilung des Körpers in verschiedene Abschnitte. Diese Aufteilung wird noch deutlicher durch die Verteilung der Einschlußkörper im Plasma, eine Anhäufung findet sich im vorderen Teil des Tieres.

Die Einsenkung zu einem kompliziert bewimperten Mundrohr (Einzelheiten s. Kap. V, 5) beginnt mit einer Furche. Das anschließende Rohr zieht meist unterhalb des Makronukleus bogenförmig ins Innere, wo sich am Ende der Mund und ein kleiner stark beweglicher Cytopharynx anschließen.

Im hinteren Teil des Tieres liegen eine oder mehrere pulsierende Vakuolen. Ob sich die Zahl der pulsierenden Vakuolen im Laufe des Lebens eines Tieres ändert, konnte ich nicht feststellen. Einen Hinweis gibt Stein. Er beschreibt, daß sich während der Beobachtung bei *N. cordiformis* im hinteren Teil des Körpers Wasservakuolen bildeten. Sie vereinigten sich mit der pulsierenden Vakuole, durch die das Wasser ausgeschieden wurde.

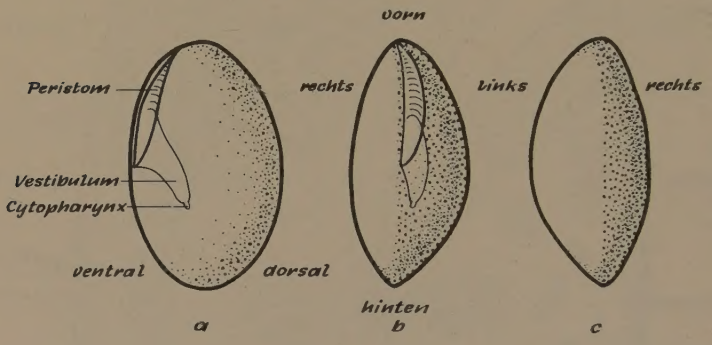

Abb. 2. Die Ansichten von *N. ovalis*.
a) von der linken Seite, b) von ventral, c) von dorsal.

Am hinteren Körperpol besitzen die Nyctotheren einen Spalt, der als eine bewimperte Einstülpung der Körperoberfläche aufzufassen ist. Stein beschreibt dieses Organell als Afterdarm; in der späteren Literatur wird es auch als Proctodaeum oder Analröhre bezeichnet. Nach Steins Beobachtung, die fast alle späteren Autoren bestätigen, leert sich die pulsierende Vakuole in das Proctodaeum. Nur Pai und Wang (1948 [50]) widersprechen dieser Auffassung, indem sie annehmen, daß die pulsierende Vakuole direkt an der Oberfläche mündet. Eine Defäkation hat anscheinend bis heute nur Rosenberg (1937 [60]) beobachtet.

Die Organisation des Tieres ist jedoch nicht so starr, wie man aus der schematischen Zeichnung annehmen könnte. Die äußere Gestalt kann mehr abgerundet, eiförmig oder gestreckt sein, und auch die Lage der einzelnen Organellen zueinander ist nicht festgelegt. Normalerweise schwimmen die Tiere in unregelmäßigen Kreisen oder Spiralen. Ist das Medium aber dicker, z. B. Agar, oder werden die Tiere durch Partikel behindert, so drehen sie sich schnell um die eigene Achse, wobei ihre Abgeflachtheit stark abnimmt und sie rotierend vorwärtsschwimmen. Dabei verlagert sich dann auch das Mundrohr: es liegt nicht mehr neben dem Kern, sondern schmiegt sich ihm an oder liegt schließlich darüber. Ähnliche Beobachtungen beschreibt Grassé (1928 [26]) in Bezug auf die Frontallamelle.

III. Material und Methoden der ausgeführten Untersuchungen[2]

Hauptsächlich arbeitete ich mit *N. ovalis*, die ich aus dem Darm von *Periplaneta americana* L. 1758 gewann. In welcher Zahl die Nyctotheren vorkommen, hängt ab von der Art der Schabennahrung, von der Raumtemperatur und von der Luftfeuchtigkeit, in denen die Schaben gehalten werden.

N. ovalis ließen sich auch in künstlichen Zuchten kultivieren. Hierbei ging ich von einer Methode nach C h e n (1934 [4]) aus, die ich etwas abwandelte. Am besten gediehen die Nyctotheren bei 25 bis 30° C. Überimpfungen waren erfolgreich. Wenn jedoch mehrmals überimpft wurde, vermehrten sich die Tiere nicht mehr ausreichend, um genug Material zu liefern. Deshalb setzte ich immer neue Kulturröhrchen an, worin sich die Nyctotheren nach 5 bis 8 Tagen so vermehrt hatten, daß ohne Mühe eingebettet werden konnte.

Außer *N. ovalis* untersuchte ich *N. cordiformis* aus dem Enddarm von *Rana* um einen Vergleich mit einem Vertreter der *Nyctotherus*arten ohne „Aufhängung" zu haben. *N. cordiformis* züchtete ich jedoch nicht. Diese beiden Arten sind die Vertreter, die für uns jederzeit leicht beschaffbar sind.

Um zu prüfen, ob die Menge der Reservestoffe von Einfluß auf die Ausbildung der „Kernaufhängung" ist, setzte ich Hungerkulturen an. Die gewaschenen Tiere konnten bis zu zwei Tagen in Ringerlösung ohne Eiweiß und Serum gehalten werden, dann encystierten sie sich. In dieser Zeit nahmen die Reservestoffe in den Tieren stark ab, fehlten jedoch nie ganz.

Die Hungertiere wurden mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt oder für elektronenmikroskopische Untersuchungen verwandt.

Bei den lichtmikroskopischen Untersuchungen kam es mir darauf an, möglichst viele der im Elektronenmikroskop gefundenen Strukturen histochemisch zu identifizieren. Dazu wählte ich Methoden, die häufig verwendet werden, weil sie annäherungsweise sichere Rückschlüsse zulassen und ihre Ausführungen keinen zu hohen Aufwand erfordern.

Es wurden zunächst Totalpräparate angefertigt. Dazu fixierte ich nach W e s t p h a l (1935 [76]). Diese Fixierung besteht aus einer Vorfixierung mit Osmiumsäuredämpfen und einer Nachfixierung in Formol-Eisessigdämpfen.

An diesen Präparaten wurde, ebenfalls nach W e s t p h a l, Bauers Polysaccharidreaktion kombiniert mit Feulgen und Lichtgrün ausgeführt.

---

[2] Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Werner U l r i c h, schulde ich großen Dank für das interessante Thema, für die schnelle Förderung meiner Arbeit und vor allem auch für die großzügige Unterstützung bei allem, was ich unternahm.

Herzlich danke ich unseren Assistenten, den Herren Dr. Jürgen B r a n d e n b u r g und Dr. Werner P e t e r s, die mir in jeder Notlage mit freundlicher Hilfe zur Seite standen.

Verpflichtet bin ich auch Herrn Prof. Dr. Ernst W i e s e n b e r g e r für die Freundlichkeit, mit der er mich am Elektronenmikroskop einführte und betreute.

Andere Präparate wurden nur nach Feulgen gefärbt (Reichenow 1928 [58]); dabei war der Erfolg am besten nach 8 Minuten HCl-Einwirkung und 5 Minuten Wermels Reagenz.

Legte man die Präparate 10 Minuten in 1%ige Methylgrünlösung, so färbten sich die Kerne ebenfalls selektiv. Das Methylgrün wurde in 1%iger Essigsäure gelöst.

Wurden die Präparate mit Heidenhains Hämatoxylin behandelt, so sah man deutlich die als „Aufhängung" beschriebene Struktur und hatte wirklich den Eindruck von Strängen. Makro- und Mikronukleus sowie ein Teil der Einschlußkörper sind blau.

Fett sollte mit Hilfe der Methode von Wigglesworth (1957 [79]) nachgewiesen werden. Lokalisierte Fetttropfen erhielt ich hierbei nicht, die Präparate waren gleichmäßig blau gefärbt.

Ebenfalls für den Fettnachweis fixierte ich nur mit Formol-Eisessig-Dämpfen ohne Osmiumsäure und ohne Serum und färbte mit Sudan Schwarz (Romeis 1948 [59]). Eingebettet wurde in Glycerin. Mit dieser Methode konnte ich zwar tropfenförmiges Fett nicht nachweisen, erhielt aber gute Übersichtsbilder.

Die lebenden Tiere färbte ich mit Jod, dabei konnte man zum erstenmal sehen, daß die „Kernaufhängung" und das Ektoplasma von gleicher Struktur sind und untereinander in Verbindung stehen.

Für die Schnittpräparate wurden die Nyctotheren eine Stunde in 1,5%iger Osmiumsäure fixiert, in H_2O ausgewaschen und nach der Entwässerung in Paraffin eingebettet. Die Schnitte waren 3 bis 5 µ dick und wurden nach Feulgen-Bauer (s. S. 31), mit Eisenhämatein nach Dobell oder mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Bei diesen Schnittpräparaten sah man die Granulation des Makronukleus sehr deutlich. Die „Aufhängung" sah wie ein einheitlicher Strang aus. Die Richtung der Schnitte mußte dem Zufall überlassen bleiben.

Für die Beobachtung der lebenden Tiere wurden neben dem Lichtmikroskop auch das Phasenkontrast-, das Fluoreszenz- und das Polarisationsmikroskop benutzt. Es wurde die Große Fluoreszenzeinrichtung von Zeiss mit dem Blaulichterregungsfilter BG 12 von Schott & Gen., Mainz, verwandt. Als Polarisationsmikroskop wurden die entsprechende Einrichtung des Ortholux und das Biopol von Leitz benutzt.

Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurde hauptsächlich mit gepuffertem 1%igem Osmiumtetroxyd nach Sjöstrand fixiert, eingebettet in Plexiglas. Daneben verwandte ich zum Vergleich eine Fixierung nach Lehmann (1959 [34]). Als dritte Fixierung benutzte ich Kaliumpermanganat nach Luft (1956 [40]). Mikroskopiert wurde am Elmiskop II von Siemens[3]. Für die Ultradünnschnitte mit dem Porter-Blum-Mikrotom wurden Glasmesser verwandt.

Die Schnittrichtung mußte wegen der präparativen Schwierigkeiten dem Zufall überlassen bleiben. Längsschnitte überwiegen jedoch, weil die Tiere beim Einbetten auf die Seite fallen. Alle meine Bilder wurden wie Abbildung 1 orientiert.

Bei der Fixierung mit Osmiumtetroxyd war die Einwirkungsdauer wichtig. Die Mindestdauer betrug drei Stunden, bei kürzerer Behandlung mit OsO_4

[3] Es wurde das Elmiskop II von Siemens in der Abteilung für Elektronenmikroskopie der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät benutzt, Leitung: Prof. Dr. E. Ruska und Prof. Dr. E. Wiesenberger.

sind die Plasmastrukturen noch nicht ordentlich fixiert. Ein Nachkontrastieren mit Phosphorwolframsäure war nötig.

Bei der Fixierung nach Lehmann ist die Differenzierung in Ekto- und Endoplasma besonders deutlich. Die einzelnen Strukturen des Endoplasmas dagegen sind meist weniger scharf erhalten. Diese Beobachtung gilt auch, wenn die Objekte mit Phosphorwolframsäure nachkontrastiert wurden. Membranen sind gut und kontrastreich sichtbar. Bei den nach Lehmann fixierten Objekten findet eine viel stärkere Verdampfung unter dem Elektronenmikroskop statt. Nach dieser Methode sind die einzelnen Tiere eines Ansatzes noch viel unterschiedlicher fixiert als gewöhnlich.

Die Fixierungsdauer in der Kaliumpermanganatlösung betrug eine oder zwei Stunden. Bei dieser Fixierungsart sind die einzelnen Strukturen stark verquollen: die Cilien wie auch die Mitochondrien erscheinen ohne jede Differenzierung. Das Ektoplasma ist auch verändert und scharf gegen das Endoplasma abgesetzt.

Es wurden 552 elektronenmikroskopische Aufnahmen gemacht, die von etwa 65 Tieren stammten.

IV. Die hauptsächliche Literatur der lichtmikroskopischen Forschung

Mit der näheren Erforschung der Nyctotheren haben sich schon in früherer Zeit mehrere Autoren beschäftigt und dabei besonderen Wert auf die „Kernaufhängung" gelegt, die jedoch nur ein Teil der *Nyctotherus*arten besitzt. Ich möchte jetzt diese Arbeiten referieren, *soweit sie die „Kernaufhängung" behandeln.* Eine Zusammenstellung der unterschiedlichen Nomenklatur gibt die auf S. 34 stehende Tabelle.

Stein (1867 [73]) und Bütschli (1889 [3]) bezeichnen die „Kernaufhängung" als eine Lamelle, die vom Kortikalplasma ausgehen soll. Bütschli (S. 1439): „Etwas Ähnliches findet sich nach Stein (1867) wahrscheinlich bei *N. ovalis.* Hier liegt der ovale, nahezu quergestellte Makronukleus auf der Grenze zwischen dem vorderen sog. Könerfeld und dem größeren Paraglycogen erfüllten hinteren Entoplasma. Beide Regionen des Entoplasmas scheinen durch eine dünne quere Schicht hellen Plasmas geschieden zu sein, welche sich rings am Nukleus befestigt oder denselben vielleicht umschließt. Peripher läßt sich diese Plasmalamelle bis zu der relativ dunklen Corticalschicht verfolgen, von welcher sie auszugehen scheint. Neuere Untersuchungen von Schuberg und mir ergaben, daß diese Auffassung der Verhältnisse richtig ist*."

* Wie sich im Verlauf der Untersuchungen herausstellte, herrscht eine weitgehende Übereinstimmung zwischen der Beschreibung von Bütschli und meinen Ergebnissen.

Bezeichn. entspr. Abb. 1 / Autor	Körnerfeld	„Kern-aufhängung“	Frontallamelle
Entz	Keine Wortprägung	Diaphragma*	
Zulueta		Diaphragma	
Ten Kate		Caryophore**	Links-Rechts-Fibrille
Grassé	champ des granules od. champ frontal	Caryophore	Lame frontal
Kudo	Körnerfeld	Karyophore	Transversalmembran
Stein	Körnerfeld***	Kernaufhängung	Querspalt

* Entz bezeichnet mit Diaphragma im Gegensatz zu Zulueta nicht eine feste Scheidewand, sondern ein Fibrillensystem.

** C oder K als Anfangsbuchstabe von Karyophore wird immer in der Schreibweise des betreffenden Autors benutzt.

*** Stein bezeichnet als Körnerfeld den ganzen Raum zwischen Kern und Spitze des Tieres. Grassé und die anderen Autoren, soweit sie überhaupt eine Definition geben, nur den Bereich zwischen Kern und Frontallamelle.

Schuberg (1888 [71]), der ebenfalls die Gattungen *Isotricha* und *Nyctotherus* miteinander vergleicht, schreibt über *Isotricha* (S. 382): „Diese Kernstiele sind Fortsetzungen der inneren Körpermembran, die sich als kurze Stränge zum Nukleus begeben und denselben membranartig umschließen.“

Alle späteren Autoren setzen eine Art von Fibrillensystem voraus, das den Kern mit dem Ektoplasma verbinden soll. Außerdem beschreiben sie meist eine Frontallamelle im vorderen Teil des Tieres. In diesem Zusammenhang werden noch weitere Fibrillen genannt, die aber alle nicht so ausgeprägt und häufig sichtbar sind wie die „Kernaufhängung“ und die Frontallamelle. Auch widersprechen sich die Angaben der Autoren untereinander über diese Fibrillen so, daß ich darauf nicht näher eingehen möchte.

Alle Autoren beschreiben zwar die „Aufhängung“ und die Frontallamelle, sie deuten jedoch die Struktur verschieden. Die Autoren sprechen von Fibrillensystemen, zu denen sie auch die „Kernaufhängung“ zählen. Sie geben Neuro- und Stützfibrillen und auch Myoneme an, ohne den Nachweis zu erbringen, welche Aufgaben diese Strukturen tatsächlich ausüben und in welchem Zusammenhang sie zueinander stehen.

Ich referiere in chronologischer Reihenfolge die Anschauungen über die „Kernaufhängung“ von Entz, Zulueta,

Ten Kate, Grassé und Kudo. Bei der Beschreibung meiner Beobachtungen werde ich auf diese Angaben kritisch eingehen.

Entz (1913 [10]) beschreibt bei *N. piscicola*, einer Form aus dem südamerikanischen Süßwasserknochenfisch *Piarectus brachypomus* C., Fibrillen, die von der Kernmembran des Makronukleus ausgehen. Mit diesen Fibrillen soll der Kernapparat an der Zellwand befestigt sein. Sie sollen miteinander und mit den Cilien in Verbindung stehen. Entz weist darauf hin, daß ähnliche Fibrillen bei *Isotricha* vorkommen, vergleicht mit *Gregarina ovata* und zieht Parallelen zu den Vorticelliden. Im Gegensatz zu diesen Fibrillen soll es sich bei *Nyctotherus* nicht um Myoneme oder Retraktoren handeln. Entz schreibt den Fibrillensystemen bei *Nyctotherus* zwei Funktionen zu: erstens sollen sie den Kern in fixierter Stellung halten und zweitens zusammen mit dem Kern ein Diaphragma bilden. Durch diese Scheidewand können die Nahrungspartikel nicht aus dem hinteren Körperabschnitt, in den der Mund führt, in den vorderen Abschnitt dringen. Im hinteren Abschnitt des Tieres soll nur Stärke, im vorderen Glykogen oder Paraglykogen vorhanden sein.

Entz stellt die These auf, daß *N. piscicola* seinen Sauerstoffbedarf aus dem Glykogen deckt und das Diaphragma den Körper demnach in einen respiratorischen oberen und einen verdauenden unteren Teil trennt.

Zulueta (1919 [81]) schildert, daß der Makronukleus von *N. ovalis* von einer hyalinen Schicht umgeben ist, die in Verbindung mit der Körperwand steht. Diese Anordnung stellt ein Diaphragma dar, das das Endoplasma in zwei verschiedene Abschnitte teilt. Nach seiner Beschreibung ist die Stärke des Diaphragmas verschieden, und es soll nach der Zellteilung ganz verschwinden. Auch die Trennung in die beiden Plasmaarten wird bei der Teilung aufgehoben. Sie erscheint erst wieder, wenn das neue Diaphragma gebildet wird, das nicht aus einzelnen Fibrillen bestehen soll.

Zulueta vergleicht diese Strukturen nicht nur mit denen anderer Nyctotherusarten und *Isotricha*, sondern er stellt auch einen Vergleich mit den Septen der Gregarinen* an, die Proto- und Deutomerit voneinander trennen. Der Auffassung Zuluetas, nach der die „Kernaufhängung" eine Scheidewand darstellt, schließen sich De Mello, Carvalho und Gaitondo (1934 [43]) grundsätzlich an.

Ten Kate (1927 [75]) hat *N. cordiformis* und *N. ovalis* untersucht. Er schildert drei Gruppen von Fibrillen: die Präoralfibrillen (am Schlund), die bogenförmigen Fibrillen (am Ausgang des Mundrohres) und schließlich alle übrigen. Den meisten Fibrillen schreibt er eine Stützfunktion zu. Bei der ersten Gruppe, den Präoralfibrillen, könne es sich auch um Myoneme oder neuromotorische Fibrillen handeln. Erstaunlich ist, daß er bei *N. cordiformis* Karyophoren angibt. Außerdem beschreibt er nicht nur die Frontallamelle, sondern auch eine ganze Reihe parallellaufender Fibrillen, die er Links- und Rechtsfibrillen nennt. Sie alle sollen in den Basalkörpern enden.

Ganz ähnlich schildert er die Fibrillen von *N. ovalis*.

In einer sehr aufschlußreichen Arbeit befaßt sich Grassé (1928 [26]) eingehend mit dem Problem „Kernaufhängung". Er beschreibt zunächst fünf Arten *(N. Haranti, N. tipulae, N. Duboisii, N. volox, N. Gyoeryanus)*, von denen *N. tipulae* keine „Aufhängung" besitzt.

* Gregarinen sind inzwischen elektronenmikroskopisch untersucht worden (Kümmel, 1958 [33]). Proto- und Deutomerit werden durch eine Membran voneinander getrennt.

Grassé beobachtet eine unterschiedliche Verteilung der Einschlußkörper im Plasma. Am dichtesten liegen die Glykogenkörner zwischen Kern und Frontallamelle; diesen Raum bezeichnet er als Körnerfeld*.

Grassé schreibt, daß der Kern in einer Art Aufhängung liegt, die von zwei Membranen gebildet wird. An den schmalen Seiten des Kernes nähern sich die Membranen einander und lassen nur noch einen schmalen, aber deutlich sichtbaren Zwischenraum frei. Sie sollen getrennt unterhalb der Kutikula enden. Der Behauptung Zuluetas, nach der ein vollständiges Diaphragma gebildet wird, schließt sich Grassé nicht an. Er vergleicht die Caryophore mit einer Hängematte, die nicht am Seil, sondern an den Bändern und Rändern der Matte aufgehängt ist, wobei hier diese Bänder durch Membranen dargestellt werden. Der Mikronukleus liegt außerhalb der Caryophore. Die Frontallamelle, eine Abzweigung der Caryophore, reicht nicht immer von der ventralen zur dorsalen Oberfläche, sondern endet häufig frei im Endoplasma. Bei *N. gyoeryanus* beschreibt Grassé eine Caryophore, deren deutlich fibrilläre Struktur man erkennen soll. Auch die Frontallamelle ist bei dieser Art gut entwickelt. Sie scheint mit der Caryophore in Verbindung zu stehen, verläuft aber nicht bei allen Individuen gleich.

Grassé benutzt das Vorhandensein oder Fehlen einer „Aufhängung" für die systematische Aufteilung der Nyctotheren in die beiden Untergattungen *Nyctotherus s. st.* und *Nyctotheroides nom. nov.* Zu den *Nyctotheroides* gehören alle Formen, die keine „Aufhängung" besitzen.

Grassé weist jedoch darauf hin, daß diese Einteilung keine phylogenetische Bedeutung hat, weil Arten mit und ohne „Aufhängung" ohne Gesetzmäßigkeit als Kommensalen bei fast allen Tierstämmen vorkommen. Auch ist er sich bewußt, daß bei den *Nyctotheroides* ebenfalls eine „Aufhängung" andeutungsweise ausgebildet sein kann.

Grassé widerspricht Ten Kate, daß *N. cordiformis* eine ausgebildete „Aufhängung" habe; es handele sich anscheinend um lange Cilienwurzeln. Nach Grassé schaffen die Caryophore und die Frontallamelle unvollständig getrennte Bereiche im Plasma; dies schließt er aus der unterschiedlichen Dichte der Glykogenkörner in den Plasmaabschnitten. Im Gegensatz zu Zulueta erscheint Grassé das Vorhandensein von zwei verschiedenen Plasmasorten nicht die notwendige Voraussetzung für die Bildung einer Caryophore zu sein. Grassé hält es für möglich, daß die Caryophore und die Frontallamelle für den Kreislauf und die plasmatische Zirkulation ein Hindernis bilden. Sie schaffen örtlich verschiedene Bedingungen, so daß sich die Glykogenkörner an bestimmten Stellen sammeln. Es gibt aber auch Arten, bei denen die Frontalfelder unabhängig von der Existenz einer Caryophore vorkommen.

Kudo (1936 [32]) hat *N. ovalis* bearbeitet und beschreibt die „Aufhängung" als zwei Membranen, die den Makronukleus einhüllen. Diese beiden Membranen erstrecken sich von der Ventral- zur Dorsalseite. Beide erreichen unabhängig voneinander das Ektoplasma. Die eine Membran läuft in die vordere Region, wo sie eine Transversalmembran bildet. Kudo schließt aus der Kontinuität der Strukturen im lebenden Objekt, aber auch aus Längs- und Querschnitten, daß die „Aufhängung" membranartig ist. Die Membranen erreichen die rechte und linke Körperoberfläche jedoch nicht, sondern lediglich einzelne Fibrillen sollen den Kern mit dem seitlichen Ektoplasma verbinden. Außerdem werden Fibrillen beschrieben, die die kernumgebende Membran mit einem verdickten Ektoplasmawall am Mundrohr verbinden. Die

* (Vgl. Anmerkung S. 33.)

Membranen sollen aus zahlreichen Fibrillen und homogenem Cytoplasma bestehen. Er beschreibt die Ähnlichkeit der „Kernaufhängung" mit dem Ektoplasma in bezug auf die optischen Eigenschaften.

Kudo widerspricht den Auffassungen von Entz und Ten Kate, daß die Fibrillen in direktem Kontakt mit je einem Cilium stehen. Auch an eine Fixierungsfunktion glaubt er nicht. Er vergleicht die Strukturen mit den von Schuberg (1888 [71]) beschriebenen Kernstielen bei *Isotricha**. Kudo hält die Karyophore nicht für ein vollständiges Septum, da der Kern nur durch Fibrillen mit dem seitlichen Ektoplasma verbunden sei.

Seit dieser Veröffentlichung von Kudo, also seit 1936, ist die „Kernaufhängung" von *Nyctotherus* anscheinend nicht mehr ausführlich bearbeitet worden.

V. Die Ergebnisse

1. Die Verteilung der Einschlußkörper im Plasma

Meine Untersuchungen sollten sich hauptsächlich auf die sogenannte „Kernaufhängung" beziehen. Um aber den Feinbau, den Verlauf und die Veränderlichkeit dieser Struktur schildern zu können, muß ich erst die Art und die Verteilung der Einschlußkörper im Plasma und die Ausgestaltung des Ektoplasmas behandeln.

Bei vielen Tieren fällt vorn eine Zone auf, in der die Einschlußkörper besonders dicht liegen (Abb. 1). Dieses als Körnerfeld (vgl. Anm. S. 33) bezeichnete Gebiet wird von dem Kernapparat und der Frontallamelle begrenzt. Bei diesen Körnern — darin stimmen alle Autoren überein — muß es sich um Reservestoffe handeln. Sie geben mit Bauers Polysaccharidmethode eine positive Reaktion. Die Braunfärbung durch Jod läßt auf Glykogen schließen. Im Elektronenmikroskop sehen sie Stärkekörnern ähnlich: weißlich mit Schatten und Brüchen (Abb. 3).

Lom (1955 [38]) beschreibt sie als Paraglykogen, das er durch die Methoden von McManus, Best und Bauer nachweist. Die Zahl der Körner hängt nach Lom vom Futter und von dem physiologischen Zustand der Tiere ab. Er zieht einen Vergleich zur Pflanzenstärke. Grassé (1953 [25]) führt *Nyctotherus* als Beispiel für körnige Glykogenspeicherung an. Über die Bedeutung des gespeicherten Glykogens schreibt Reichenow (1928 [58] S. 140), daß die Sauerstoffatmung durch anaerobe Atmung ersetzt werden kann. Er verweist dabei auf parasitische Würmer, bei denen ebenfalls eine Spaltung in CO_2 und niedere Fettsäuren stattfindet. Häufig sollen die aerobe und anaerobe

* Inzwischen hat Cécile Noirot-Timothée *Isotricha* mit Hilfe des Elektronenmikroskopes untersucht (1958 [48]). Hier wird die Caryophore wirklich durch fibrilläre Strukturen gebildet. Sie geht aus einer fibrillären Schicht hervor, die parallel der Oberfläche des Tieres zwischen Ekto- und Endoplasma verläuft.

Atmungsweise nebeneinander herlaufen. Reichenow schildert (S. 143), daß starkes Glykogenspeichern bei Bewohnern fauliger Gewässer, des Schlammes und des Darmes besonders häufig ist, also bei Formen, die unter anaeroben Bedingungen leben.

Eine ähnliche Anschauung hatte, wie oben referiert, Entz entwickelt.

Zur Klärung dieser Frage müßten gesonderte physiologische Untersuchungen vorgenommen werden.

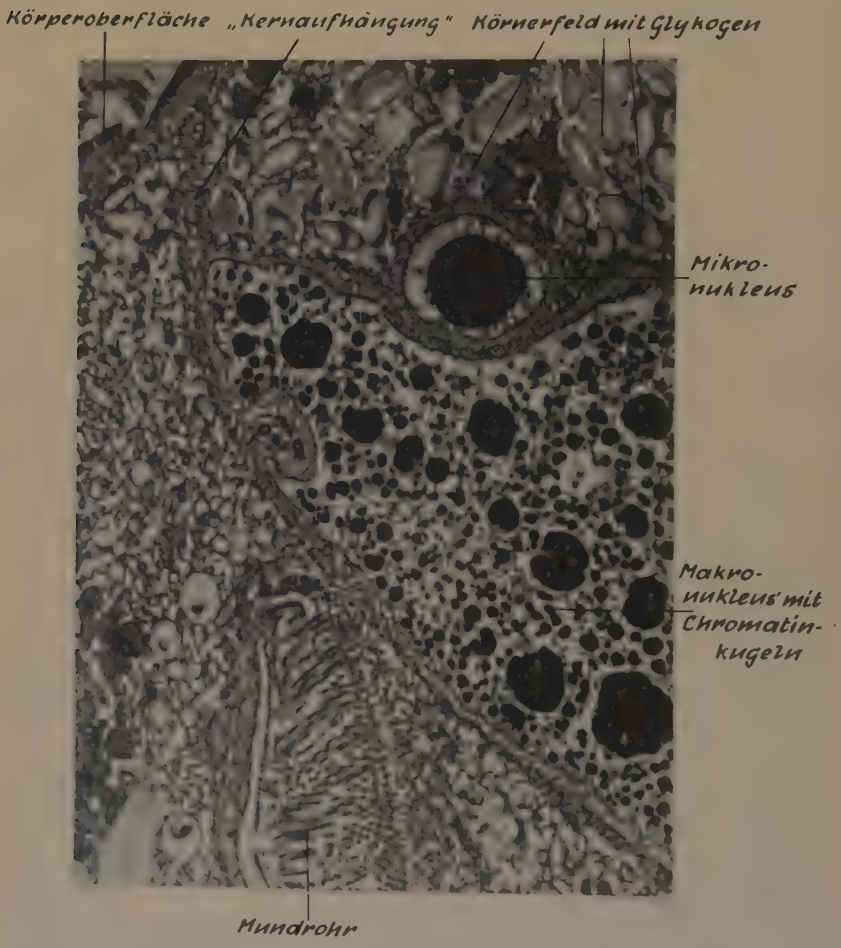

Abb. 3. *V. oralis*. Medianschnitt im mittleren Körperbereich. Oben im Bild ist das Körnerfeld, unten die einschlußarme Zone dargestellt. Der in der Mitte liegende Makronukleus und die „Kernaufhängung" trennen die beiden Bereiche. Der Makronukleus enthält eine große Zahl verschieden großer Chromatinkugeln, der Mikronukleus nur eine Anhäufung in der Mitte. Fix. nach Lehmann. Vergr. 1500 : 3,1 = 1650fach. Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

Die Verteilung der Glykogenkörner ist jedoch nicht so konstant, wie man nach der bisherigen Schilderung annehmen könnte. Vielmehr gibt es häufig Tiere, bei denen auch die Spitze prall gefüllt ist, und bei fast allen trifft man die Körner in geringer Zahl auch im Hinterkörper an, der gewöhnlich eine einschlußarme Zone darstellt. Möglicherweise hängt diese verschiedenartige Anhäufung mit dem Ernährungszustand zusammen. Bei Hungertieren fehlen die Reservestoffe im hinteren Teil des Körpers fast völlig und kommen auch im Vorderkörper nur in geringer Zahl vor (vgl. Armer, 1944 [1]).

Im Körnerfeld liegen die einzelnen Glykogenkörner direkt im Plasma. Im hinteren Teil des Tieres hingegen ist jedes Korn von einer Vakuole umgeben und meistens korrodiert. Es ist anzunehmen, daß im hinteren Teil des Tieres Verdauungsvakuolen gebildet werden, in denen das Glykogen abgebaut wird. Die Glykogenkörner im vorderen Teil des Tieres dagegen werden in den Verdauungsprozeß nicht mit einbezogen.

Nachdem die 2—3 µ großen, im Elektronenmikroskop hellen Körner als Glykogen bestimmt waren, wollte ich sehen, ob und wo fettähnliche Stoffe lokalisiert seien. Sowohl mit der Methode nach Wigglesworth als auch mit der Sudan-Schwarz-Färbung konnten granuläre Fettreserven nicht eindeutig festgestellt werden. Mit Hilfe der Sudan-Schwarz-Färbung waren zwar manchmal punktförmige Anfärbungen sichtbar, aber daraus auf Fettreserven zu schließen, erscheint mir zu gewagt.

Dutta (1958 [8]) beschreibt Tropfen, die außen gefärbt, innen aber farblos seien. Er hatte verschiedene Methoden, z. B. auch Sudan-Schwarz und Osmiumsäure angewandt.

Armer (1944 [1]) konnte mit Hilfe von Sudan III bei normalen Tieren kein tropfenförmiges Fett nachweisen.

Auf manchen elektronenoptischen Aufnahmen fielen kleine tiefschwarze Tröpfchen von etwa 0,5 µ Durchmesser auf (Abb. 4). Es gelang mir nicht, sie bekannten Strukturen zuzuordnen.

Ferner kommen Nester von zahlreichen Mitochondrien zusammen mit Bakterien vor (Abb. 9), auf die ich aber erst im Kapitel V 7 eingehen möchte.

Über die Verteilung der Einschlußkörper geben auch Beobachtungen am Fluoreszenzmikroskop Aufschluß. Es ließ sich eine Eigenfluoreszenz der Glykogenkörner beobachten.

Eine gute Übersicht über die verschiedenen Strukturen ergab eine Färbung mit Acridinorange. Der Kern, in dem die Chromatinkugeln sichtbar werden, fluoresziert am stärksten.

Auch unter dem Polarisationsmikroskop waren die Glykogenkörner erkennbar.

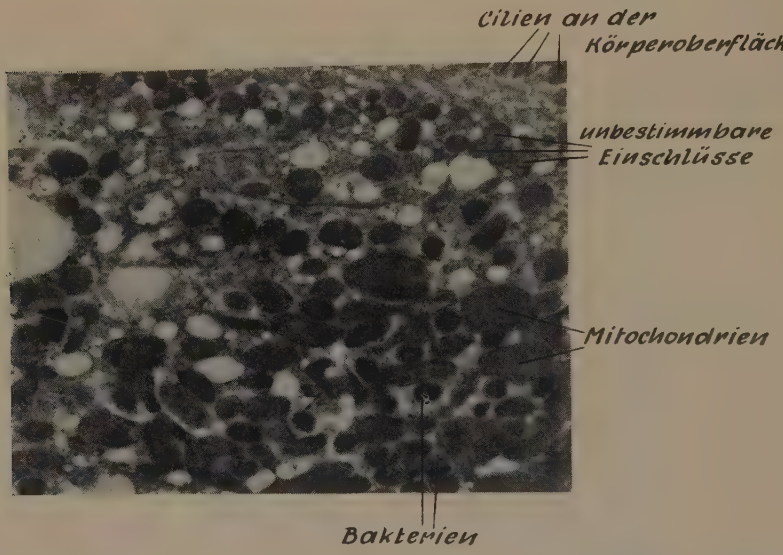

Abb. 4. *N. ovalis.* Schnitt in der Nähe der Körperoberfläche. Neben Mitochondrien und Bakterien schwarze nicht bestimmbare Einschlußkörper (vgl. Text Kap. Einschlußkörper). Vergr. 7000 × 1,5 = 10 500fach. Bei der Reproduktion auf ¾ verkleinert.

Die Beobachtungen am Fluoreszenz- und am Polarisationsmikroskop bestätigen die oben ausgeführte Verteilung der Glykogenkörner im Plasma. Man kann zur Charakterisierung dieser Einschlußkörper hinzufügen, daß sie eine Eigenfluoreszenz aufweisen und doppelbrechend sind.

2. Die Ausbildung des Ektoplasmas

Über die äußere Plasmazone, das Ektoplasma, ist im Rahmen lichtmikroskopischer Untersuchungen viel geschrieben worden. Ich benutze zur Festlegung der Terminologie innerhalb meiner Arbeit die Definition von Bütschli (1889 [3] S. 1258). Danach wird als Ektoplasma all das zusammengefaßt, was die ruhende Umhüllung um das bewegliche Endoplasma bildet. Diese Schicht kann aus

drei Teilen bestehen: der Pellikula, der Alveolarschicht und dem Kortikalplasma. Entz stellt die verschiedenen Anschauungen innerhalb der Literatur über diese Zone bei *Nyctotherus* zusammen. Danach wird das Ektoplasma meist als eine besonders dicke Kutikula angesehen, die als Schutz gegen die Darmsäfte der Wirte gedeutet wird.

Im Elektronenmikroskop kann man innerhalb des Ektoplasmas drei Schichten erkennen. Da sich in bezug auf die Ektoplasma-

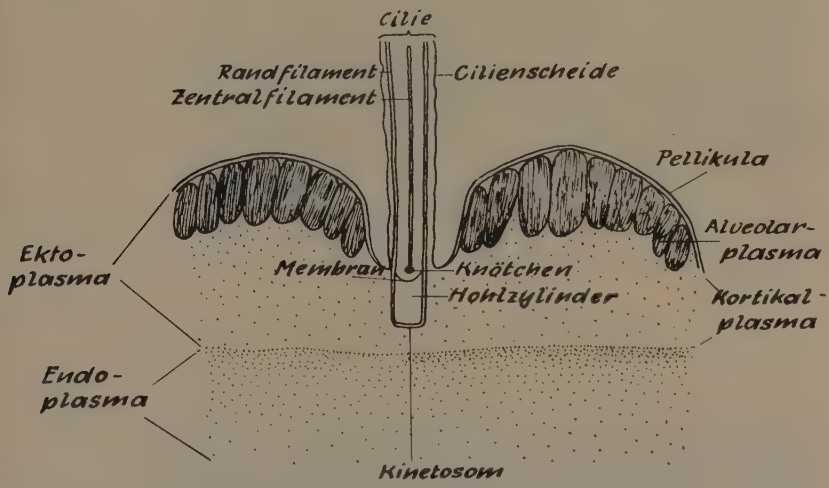

Abb. 5. Der Aufbau des Ektoplasmas von *N. ovalis*. In der Mitte ist eine Cilie angeschnitten.

differenzierung *N. ovalis* und *N. cordiformis* sehr stark unterscheiden, sollen zunächst die Verhältnisse von *N. ovalis* geschildert werden (Abb. 5).

Die äußerste Schicht, eine etwa 0,05 µ dicke Pellikula, ist eine Doppelmembran. Darunter liegt eine lattenzaunartige Schicht von etwa 0,5 µ Dicke, deren Struktur auf den Bildern nicht immer ganz gleich aussieht (Abb. 6 u. 9).

Unterhalb dieser Bildung, die auch lagemäßig der Alveolarschicht der Lichtmikroskopiker entspricht, liegt eine Zone, die anscheinend das Kortikalplasma Bütschlis darstellt. Diese Schicht hat Schaumstruktur und erscheint dementsprechend auf den Schnitten netzartig.

Einschüsse fehlen im gesamten Ektoplasma stets.

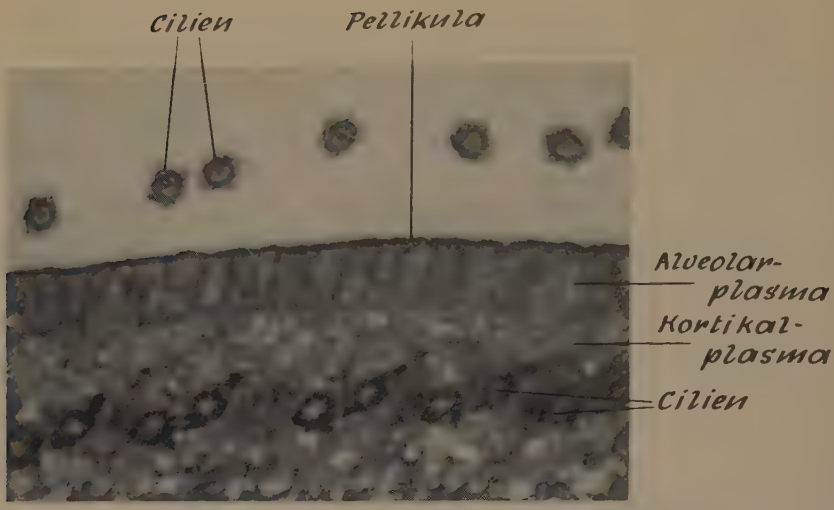

Abb. 6. *N. ovalis.* Der Schnitt durch die Körperoberfläche zeigt den Aufbau des Ektoplasmas. Vergr. 7000 × 3,5 = 24 500fach. Bei der Reproduktion auf ¾ verkleinert.

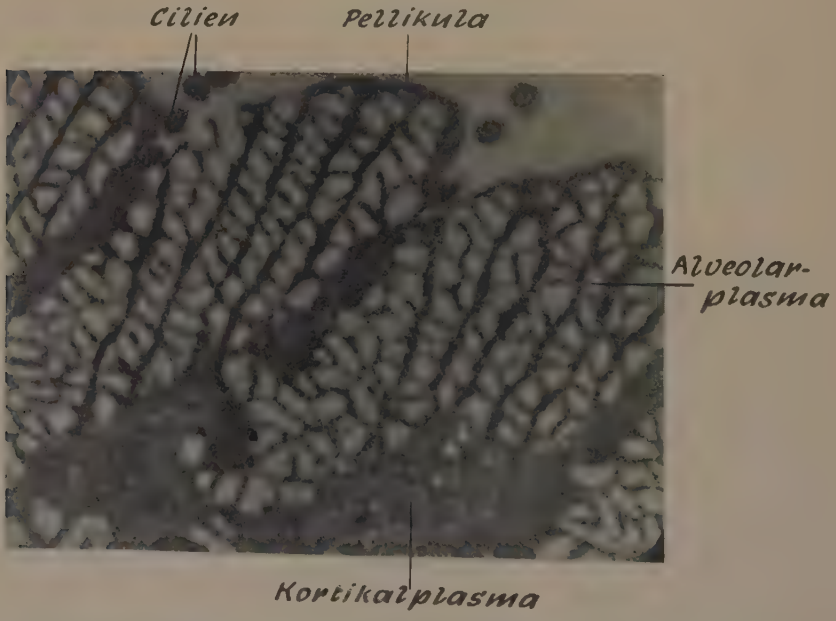

Abb. 7. *N. cordiformis.* Der Schnitt durch die Körperoberfläche zeigt den Aufbau des Ektoplasmas. Vergr. 15 000 × 1.5 = 22 500fach. Bei der Reproduktion auf ¾ verkleinert.

Die Pellikula von *N. cordiformis* gleicht der von *N. ovalis*. Die beiden anderen Schichten des Ektoplasmas sind dagegen unterschiedlich ausgebildet (Abb. 8).

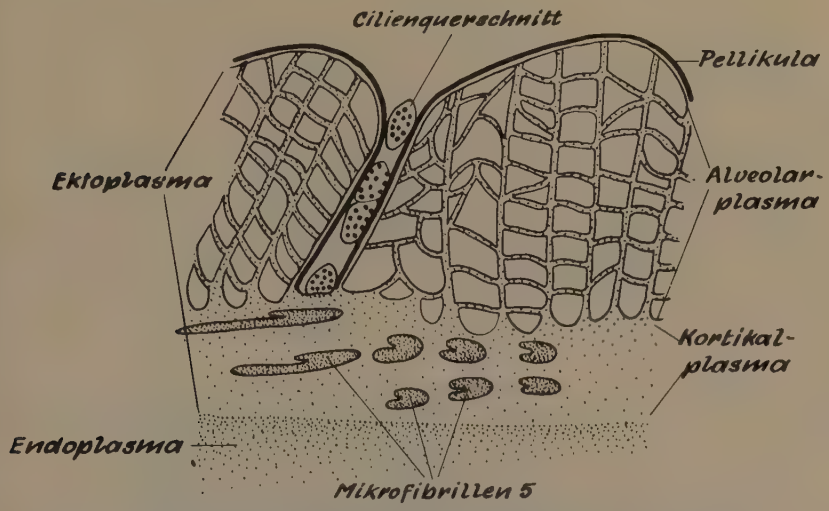

Abb. 8. Der Aufbau des Ektoplasmas von *N. cordiformis*. In der Mitte sieht man mehrere Cilienanschnitte einer Cilienreihe.

Die Alveolarschicht bildet hier ein räumliches Gitterwerk (Abb. 7 u. 18). Darin treten zwei Hauptrichtungen hervor, eine senkrechte und eine parallel zur Oberfläche. Die senkrechten Gitterstäbe sind 0,35 µ voneinander entfernt. Die ganze Schicht ist 3—5 µ dick, also wesentlich breiter als die von *N. ovalis*. Die Bilder, die man von ihr erhält, hängen stark von der Schnittrichtung ab.

In dem darunterliegenden Kortikalplasma, das vom Endoplasma nicht scharf getrennt ist, liegen Fibrillen (vgl. Kap. V 6), die bei *N. ovalis* fehlen. Vielleicht hat die lattenzaunartige Schicht bei *N. ovalis* die gleiche Aufgabe wie sie die unstrukturierten Fibrillen von *N. cordiformis* haben. Ich kann mir denken, daß beide der Versteifung und gleichzeitig der Erhaltung der Elastizität der äußeren Körperschichten dienen.

Bei beiden *Nyctotherus*arten ist die Oberfläche gerippt. Aus den Vertiefungen treten, genau wie bei Ciliaten üblich, die Cilien hervor (Abb. 9). Bei *N. ovalis* sieht man (Abb. 5), daß in den Vertiefungen das Alveolarplasma jedesmal unterbrochen ist. Die

Pellikula geht in die Cilienscheide über, die aber nicht doppelt ist. Das Kortikalplasma erstreckt sich auch in die Rippen, so daß es gewellt ist (Abb. 9).

3. Beobachtungen an der „Aufhängung" und der Frontallamelle

a) Der Feinbau

Mit diesem Ektoplasma steht nun die „Kernaufhängung" von *N. ovalis* in Beziehung.

Schon beim lebenden Tier scheinen bei einer Färbung mit Jod sowohl das Ektoplasma als auch die „Kernaufhängung" vollkommen strukturlos zu sein und miteinander in Verbindung zu stehen.

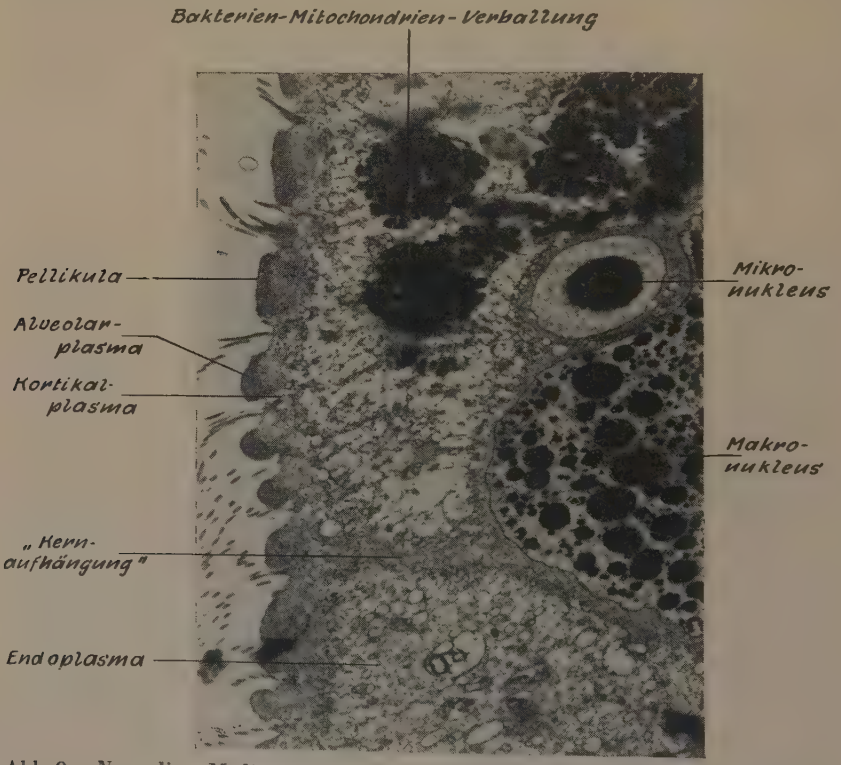

Abb. 9. *N. ovalis.* Medianschnitt im mittleren Körperbereich. Die gerippte Oberfläche ist links im Bild sichtbar. Von der innersten Schicht des Ektoplasmas, dem Kortikalplasma, zweigt die „Kernaufhängung" ins Innere des Tieres ab und hüllt den Makro- und Mikronukleus ein. Oberhalb der Kerne sieht man Verballungen von Bakterien und Mitochondrien. Vergr. 1500 × 3,5 = 5250fach. Bei der Reproduktion auf 3/4 verkleinert.

Auch die Präparate, die nach Feulgen-Bauer gefärbt wurden, zeigen diese Einheitlichkeit: das Ektoplasma am Rand, wie auch der Strang, der zum Kern zieht, färben sich mit Lichtgrün.

Ich stimme mit K u d o in der Feststellung überein, daß die „Kernaufhängung" und die Frontallamelle in ihren optischen Eigenschaften dem Ektoplasma ähneln. K u d o sprach jedoch von Fibrillen. Das oben (S. 33) angeführte Zitat von B ü t s c h l i weist ebenfalls auf die Beziehung zwischen Ektoplasma und „Aufhängung" hin.

Die Befunde am Elektronenmikroskop bestätigen diese Beobachtungen und geben darüber hinaus über die Feinstruktur Aufschluß. *Vom Kortikalplasma aus zweigt ein Streifen zum Kernapparat ab und hüllt ihn mantelartig ein. Mikro- und Makronukleus sind ebenfalls durch Kortikalplasma voneinander getrennt* (Abb. 3 u. 9).

Dieser Strang hat den gleichen Feinbau wie das Kortikalplasma: er ist schaumartig (Abb. 10).

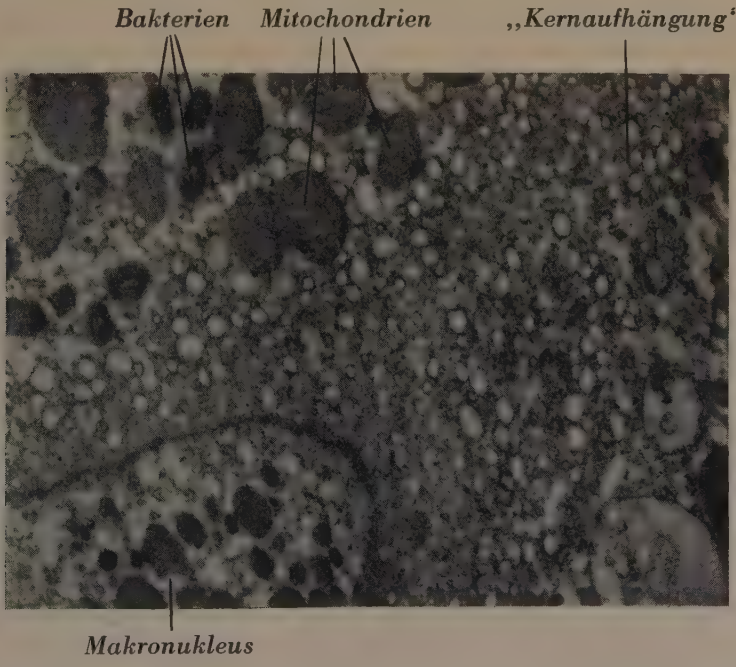

Abb. 10. *N. ovalis.* Die schaumartige Struktur der „Kernaufhängung" ist deutlich. Die Einschlußkörper, hier Mitochondrien und Bakterien, dringen nicht in die „Kernaufhängung" ein. Vergr. 7000 × 1,5 = 10 500fach.

Auf Grund dieses Befundes möchte ich die „Kernaufhängung" in den folgenden Kapiteln *ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates* nennen. Eine nähere Begründung für diese neue Bezeichnung wird in Kapitel V 3 d gegeben.

3 b) Gestalt und Ausdehnung

An den Längsschnitten sieht man den Ektoplasmastrang unter Einschluß des Kernapparates von dorsal nach ventral ausgespannt. Ob dieser Ektoplasmastrang auch mit dem seitlichen Ektoplasma in Verbindung steht, kann ich nicht sagen, da ich keine Quer-

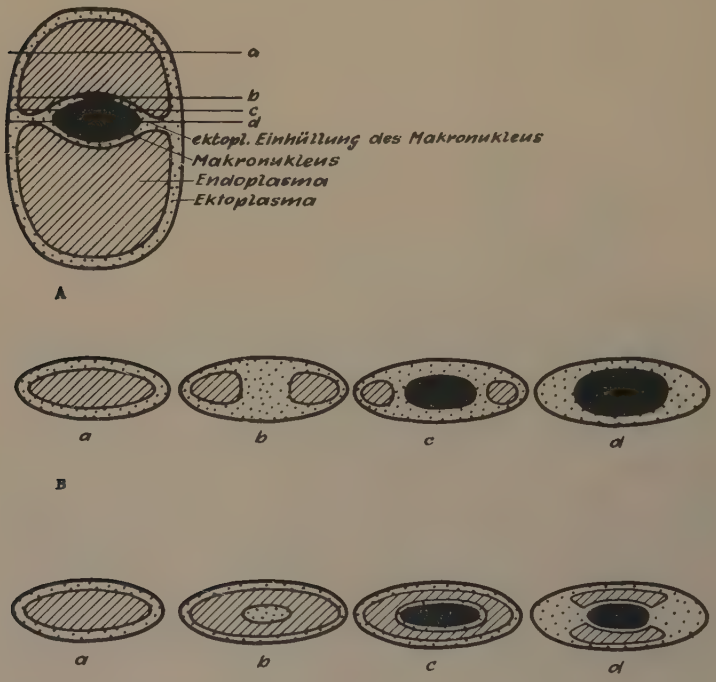

Abb. 11. Verlauf der ektoplasmatischen Einhüllung des Kernapparates.

A. Seitenansicht von links. Alle Organellen außer dem Makronukleus sind aus Gründen der Übersichtlichkeit weggelassen. a, b, c, d, sind die Regionen der Querschnitte in B und C.

B. Die in A gezeichneten Querschnitte unter der Annahme, daß zwischen Kern und seitlichem Ektoplasma kein Endoplasma ausgebildet ist.

C. Die in A gezeichneten Querschnitte unter der Annahme, daß zwischen Kern und seitlichem Ektoplasma Endoplasma ausgebildet ist.

schnitt- oder Frontalschnittserien habe. Man kann aber folgende Überlegungen anstellen:

Würde sich zwischen der ektoplasmatischen Einhüllung des Kernapparates und dem seitlichen Kortikalplasma noch Endoplasma befinden, so erhielte man die Querschnitte C der Abb. 11. Wäre die Einhüllung dagegen auch seitlich mit dem Kortikalplasma verbunden, so entstünden die Querschnitte der Abb. 11 B.

Diese letzte Annahme, nach der die ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates in direktem Kontakt mit dem seitlichen Kortikalplasma steht, ist die wahrscheinlichere. Der Abstand zwischen Kern und Ektoplasma nach den Seiten hin ist nämlich sehr gering, und außerdem sind bei Lebendbeobachtungen keinerlei Reservestoffe im Gebiet des Kerns sichtbar. Dies wird besonders auch bei Fluoreszenzbeobachtungen deutlich.

Auf Grund der starken Veränderlichkeit der ektoplasmatischen Einhüllung (vgl. folgendes Kap.) *sowie der veränderlichen Lage der einzelnen Organellen* (vgl. S. 30) *zueinander wird man sagen müssen, daß Lage und Gestalt starken Schwankungen unterworfen sind.*

Bei *N. cordiformis* ist eine ektoplasmatische Umhüllung des Kernapparates manchmal wenigstens andeutungsweise ausgebildet. Darauf hatte auch G r a s s é hingewiesen. Hier wird häufig der Kern eingehüllt, aber es besteht keine Verbindung zum Rand-

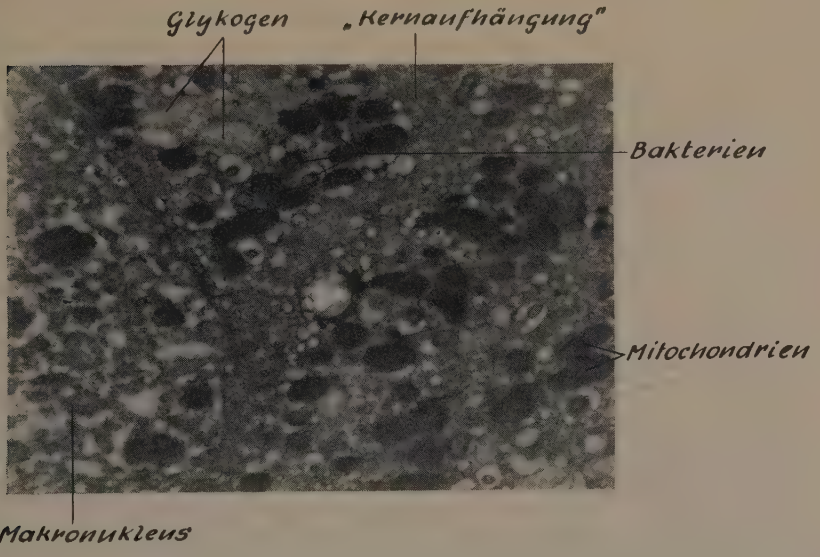

Abb. 12. *N. cordiformis.* Der „Kernaufhängung" von N. ovalis vergleichbare Struktur, die wie hier verzweigt sein kann. Auch bei N. cordiformis ist die „Kernaufhängung" ohne Einschlußkörper. Vergr. 7000 × 1,6 = 11 200fach. Bei der Reproduktion auf 3/4 verkleinert.

ektoplasma, sondern die Umhüllung endet frei, manchmal verzweigt, im Endoplasma (Abb. 12).

Man könnte aus diesen Bildern jedoch auch schließen, daß hier kein einheitlicher Strang ausgebildet ist, sondern einzelne, sich verzweigende Bänder zum Randektoplasma verlaufen, zwischen denen sich Endoplasma befindet. Nach dieser Annahme könnte ein Querschnitt der Abb. 13 entsprechen. Im Lichtmikroskop würde man nichts von dieser Ausbildung sehen, weil Endoplasma zwischen den Strängen liegt. Dieses Endoplasma enthält Reservestoffe, die die durchsichtigen ektoplasmatischen Strukturen verdeckten.

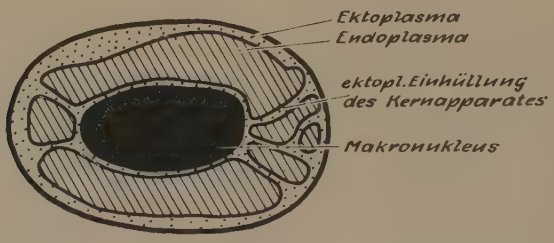

Abb. 13. Eine Möglichkeit, wie die ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates bei *N. cordiformis* ausgebildet sein könnte.

Die Frontallamelle hat die gleiche Struktur wie die ektoplasmatische Einhüllung. Auch sie ist ein wabiges Plasmanetz, das frei von Einschlüssen ist und mit dem Kortikalplasma direkt in Verbindung steht (Abb. 1). Die Frontallamelle kann von der Dorsal- zur Ventralseite reichen oder frei im Endoplasma enden. Sie kann aus dem Kortikalplasma, aber auch aus der ektoplasmatischen Einhüllung des Kernapparates hervorgehen. Auch die Breite und die Struktur sind auf den einzelnen Bildern verschieden. Die Frontallamelle bildet manchmal ein schmales Band, das von Strukturen durchzogen wird, ähnlich wie sie in der Literatur als endoplasmatisches Retikulum bezeichnet werden. Meist bildet sie aber ein grobmaschiges Netz.

Man kann also zusammenfassend über die ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates und über die Frontallamelle sagen, daß sie schaumartig und von gleicher Struktur wie das Kortikalplasma sind. Sie haben beide keine fibrilläre Natur und stehen auch nicht mit irgendwelchen Fibrillensystemen in Verbindung.

3 c) Verschiedene Ausbildungsformen und ihre möglichen Bedingungen

Bei der Beschreibung des Verlaufs der ektoplasmatischen Einhüllung des Kernapparates erwähnte ich schon ihre unterschiedliche Ausbildung. Sowohl bei Lebendbeobachtung als auch an Schnitten kann man feststellen, daß das Plasmaband keine einheitliche Größe und Gestalt hat und zuweilen überhaupt fehlt. Dabei scheint folgende Gesetzmäßigkeit zu bestehen: sind keine oder nur wenige Reservekörper vorhanden, dann fehlen auch häufig die Frontallamelle und die ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates, oder sie sind undeutlich ausgebildet. Die ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates ist entweder ganz schmal und lang oder breiter und kürzer, oder aber der Kern reicht bis zum dorsalen und ventralen Randektoplasma.

Es entsteht die Frage, ob im Lebensablauf eines Individuums derartige Veränderungen vorkommen können. Dabei kann man an eine Gesetzmäßigkeit im Zusammenhang mit dem Lebenszyklus denken oder an ein beliebiges reversibles Einschmelzen nach Amöbenart. Auch eine Abhängigkeit vom Ernährungszustand wäre zu erwägen.

Zulueta nimmt, wie ich oben referiert habe, eine gesetzmäßige Veränderung im Zusammenhang mit dem Lebenszyklus an, wobei die „Aufhängung" während der Teilung zurückgebildet werden soll. Bütschli schreibt auf S. 1493: „Es muß jedoch betont werden, daß die quere Plasmaschicht nur auf einer von Steins Abbildungen deutlich gezeichnet ist und den kleinen Individuen mit schwach oder nicht ausgebildetem Körnerfeld ganz zu fehlen scheint."

Zur Prüfung der zweiten Möglichkeit, der des beliebigen reversiblen Einschmelzens, beobachtete ich eine Reihe von Exemplaren einzeln für die Dauer eines Tages. Ich stellte dabei keine Veränderung fest, messe aber dieser Untersuchung nur geringen Wert bei.

Um zu prüfen, ob die Ausbildung der Frontallamelle und der ektoplasmatischen Einhüllung des Kernapparates einerseits und die Menge und Verteilung der Reservestoffe andererseits gesetzmäßig miteinander verbunden sind, setzte ich Hungerkulturen an. Bei diesen Tieren ist häufiger als sonst keine ektoplasmatische Umhüllung des Kernapparates ausgebildet. Die Lebendbeobachtung

war nicht eindeutig; wenn im ganzen Tier die Einschlußkörper stark vermindert sind, ist der Kontrast des Plasmastranges gegenüber dem Endoplasma nicht stark genug. Die Tiere wurden durch das Hungern kleiner. Das Volumen des Plasmas verminderte sich stärker als das des Makronukleus. Dadurch erschien der Kern im Verhältnis zum ganzen Tier größer und reichte in fast allen Fällen bis dicht an das Ektoplasma. Totalpräparate von Hungertieren, nach Heidenhain gefärbt, zeigten ein ähnliches Ergebnis. Lichtmikroskopische Schnitte von Hungertieren wurden nicht angefertigt. Auf den elektronenmikroskopischen Aufnahmen war in keinem Fall eine „Aufhängung" zu sehen, und nur einmal fand ich eine Frontallamelle.

Da die Zahl der gespeicherten Glykogenkörner nach der Teilung ebenfalls stark abnimmt, widerspricht es der Meinung *Zuluetas* nicht, wenn man einen Zusammenhang zwischen dem Ernährungszustand des Tieres und der Ausbildung der „Kernaufhängung" annimmt.

Aus diesen Befunden möchte ich zusammenfassend — wenn auch mit großer Vorsicht — schließen, *daß die Veränderlichkeit der ektoplasmatischen Einhüllung mit dem Ernährungszustand der Tiere zusammenhängt.* Bei Nahrungsmangel, also bei Verringerung der gespeicherten Glykogenkörner, sind die Frontallamelle und die ektoplasmatische Umhüllung nicht oder doch nur schwach ausgebildet.

Über den Mechanismus der Veränderung kann man sich folgende Vorstellung machen. Selbst kleinere Einschlußkörper können nicht in das Ektoplasma eindringen, so daß manchmal vollständige Säume entlang der „Aufhängung" entstehen (Abb. 10 u. 12). Beide Plasmasorten besitzen verschiedene physikalische Eigenschaften. Endo- und Ektoplasma gehen bei Protozoen leicht ineinander über. Daraus erklärt sich auch die starke Veränderlichkeit der ektoplasmatischen Einhüllung des Kernapparates.

3 d) Zur Bedeutung der „Aufhängung"

In der Literatur taucht immer wieder die Frage auf, ob die „Kernaufhängung" eine völlige, eine bedingte oder überhaupt keine Scheidung des vorderen und hinteren Körnerbereichs bewirkt. Entz und Zulueta glauben das erstere, wobei Entz das Plasma sogar in einen verdauenden und einen respiratorischen

Bezirkt teilt. Grassé und Kudo sprechen von unvollständig getrennten Zonen im Plasma. Außerdem wird immer wieder erörtert, ob die Plasmastränge dazu dienen, den Kern in fixierter Stellung zu halten. Fast in jeder Arbeit werden die Kernstiele von *Isotricha* zum Vergleich herangezogen, wie sie Schuberg 1888 beschrieben hat*.

Wozu die ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates dient, konnte auch mit Hilfe des Elektronenmikroskopes nicht festgestellt werden. Aus dem morphologischen Bild wird jedoch sichtbar, daß eine Wanderung der größeren Reservekörper aus rein mechanischen Gründen nicht möglich ist, solange die Struktur ausgebildet ist. Das bedeutet aber nicht, daß z. B. das Glykogen nicht in niedere Bausteine zerlegt und so in den Kreislauf einbezogen werden kann. Auch sahen wir ja, daß die trennende Ektoplasmadifferenzierung selbst sehr stark veränderlich ist und vielleicht sogar eingeschmolzen werden kann. Ich teile die Meinung nicht, daß die Einhüllung nötig sei, um den Kern in fixierter Stellung zu halten, denn, wie Grassé besonders betont, befindet sich auch bei *Nyctotherus*arten ohne „Kernaufhängung" der Makronukleus in fixierter Stellung.

Die ektoplasmatische Einhüllung könnte ferner in Beziehung zu den Stoffwechselfunktionen des Makronukleus stehen. Es wäre eine Ableitung der vom Kern ausgeschiedenen Stoffe durch die „Kernaufhängung" möglich. Auch eine Abschirmung bestimmter Plasmabezirke gegen die vom Kernapparat abgegebenen Stoffwechselprodukte wäre denkbar.

Ich nehme an, daß in Zeiten reichlicher Ernährung das Glykogen mit Hilfe der ektoplasmatischen Differenzierungen aus dem Kreislauf gezogen wird und auf diese Weise das Körnerfeld entsteht. Es wäre interessant zu wissen, ob innerhalb dieses Bezirkes die Fermentzusammensetzung und -konzentration eine andere ist als außerhalb. Für einen Zusammenhang zwischen Glykogenspeicherung und der Bildung von Ektoplasmatrennungen spricht auch die Beobachtung, daß *N. cordiformis* kaum Reservestoffe enthält, so daß sein Körper im Lichtmikroskop viel durchsichtiger erscheint als der von *N. ovalis*. Ein ausgebildetes Körnerfeld habe ich bei *N. cordiformis* nie gesehen.

---

* Inzwischen hat sich jedoch herausgestellt, daß dieser Vergleich unzulässig ist (vgl. Anmerkung S. 37).

Aus diesen Überlegungen ergibt sich, daß der Ausdruck „Kernaufhängung" irreführend ist; denn dieser Ausdruck lenkt die Vorstellung nur auf eine Fixierungsfunktion und berücksichtigt nicht die anderen Funktionsmöglichkeiten. Ich gebrauche daher den in bezug auf die Funktion neutralen Ausdruck *ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates*, der nur einen Hinweis auf die jetzt bekannte Feinstruktur gibt.

4. Beobachtungen zur Feinstruktur der Kerne

Der Makronukleus von *N. ovalis* besteht aus einer Anzahl im Elektronenmikroskop dunkel erscheinender Kügelchen, zwischen denen sich nur einige fädige Strukturen hinziehen (z. B. Abb. 3 u. 9). Auch unter dem Fluoreszenzmikroskop war die Granulation gut sichtbar. Ein gleiches Ergebnis erhielt ich mit Hilfe der Feulgenfärbung, die schon Kudo durchgeführt hatte. Die mit den verschiedenen Methoden erhaltenen Bilder stimmen völlig überein, so daß man auf Grund der Feulgenfärbung sagen kann, daß es sich bei den Kügelchen innerhalb des Makronukleus um Chromatin handelt.

Die einzelnen Kugeln sind verschieden groß. Nach Kudos ausführlicher Darstellung können sie wachsen und sich auch neu bilden. Die Chromatinkugeln können auch so zusammengeballt sein, daß der Eindruck eines Nukleolus entsteht. Die großen Kugeln sind nicht kompakt, sondern enthalten eine oder mehrere Vakuolen, die mit einer ähnlich aussehenden Substanz angefüllt sind, wie der Raum zwischen den Chromatinkugeln (Abb. 3).

Den Makronukleus umgibt eine sehr feine Doppelmembran, die aber nicht auf allen Bildern sichtbar ist. Poren in der Kernmembran, wie sie in der letzten Zeit immer wieder beschrieben wurden (vgl. Literaturverzeichnis von Lehmann, 1959 [34]), konnte ich auf meinen Bildern nicht eindeutig feststellen, da es schwerfällt zu entscheiden, ob die Unterbrechungen der Kernmembran wirklich Poren sind oder ob sie durch die Präparation entstanden.

Der Mikronukleus, den ebenfalls eine Doppelmembran umgibt, hat nur eine in der Mitte liegende kompakte Chromatinanhäufung (Abb. 3 u. 9). Ringsherum befindet sich ein elektronenmikroskopisch fast leerer Raum. Der Rand dieser Anhäufung

ist nicht scharf begrenzt, und einzelne Teilchen reichen bis zur Membran.

Der Makronukleus von *N. cordiformis* ist ebenfalls aus Kugeln unterschiedlicher Größe zusammengesetzt. Die einzelnen Granulationen sind jedoch nicht rund. Es sieht aus, als enthielte der Makronukleus zwei verschiedene Komponenten, nämlich neben den schwarzen, die den Chromatinkugeln von *N. ovalis* vergleichbar sind, noch hellere; bis zu einem Drittel der Granulationen sind hell. Den Mikronukleus habe ich niemals angeschnitten.

5. Beobachtungen zur Morphologie des Mundrohres

Eins der auffälligsten *Nyctotherus*organellen ist das Mundrohr. Ein Schema über den räumlichen Bau dieses Mundrohres, wie es sich an Hand der elektronenmikroskopischen Aufnahmen und der lichtmikroskopischen Beobachtungen rekonstruieren ließ, gibt Abb. 14.

In seiner Gesamtheit hat das Rohr die Gestalt einer leicht geöffneten Spitztüte (Abb. 15). Es zieht sich an der Ventralseite entlang bis etwa zur Mitte des Tieres und biegt dann knieförmig ins Innere (vgl. Abb. 1). Dadurch ist zu verstehen, daß man auf Paramedianschnitten den Trichter häufig zweimal angeschnitten findet.

In bezug auf die Nomenklatur und auch auf die Deutung der einzelnen Teile des Mundrohres beziehe ich mich auf die Ausführungen von Wetzel (1929 [77]), die auch Reichenow verwendet (1953 [7]).

Danach wird als Mund die Stelle bezeichnet, wo die Nahrung das Ektoplasma passiert (Wetzel S. 276). Schlund (Cytopharynx) werden nur die Bildungen hinter dem Mund (Nahrungsstrom als Bezugsrichtung) genannt. Alle Einsenkungen, die davor liegen, heißen Peristomhöhle, -tasche oder -furche. Sind die Einsenkungen vor dem Mund kleiner und haben steile Wände, so werden sie als Mundgrube bezeichnet. Häufig bildet die Mundgrube eine Fortsetzung des Peristoms ins Innere. Als Synonym für die Mundgrube gibt Wetzel den Ausdruck Vestibulum an, der auch im Doflein-Reichenow verwendet wird und den ich daher gebrauchen möchte. Die Bezeichnung Mundrohr verwende ich für das ganze Organell. Die Anwendung der genannten Nomenklatur

auf die Organisation des Mundrohres von *Nyctotherus* gibt Abb. 15 wieder.

Das Peristom beginnt ziemlich an der Spitze des Tieres. Es ist kein Rohr, sondern nur eine Furche. Etwa im zweiten Viertel

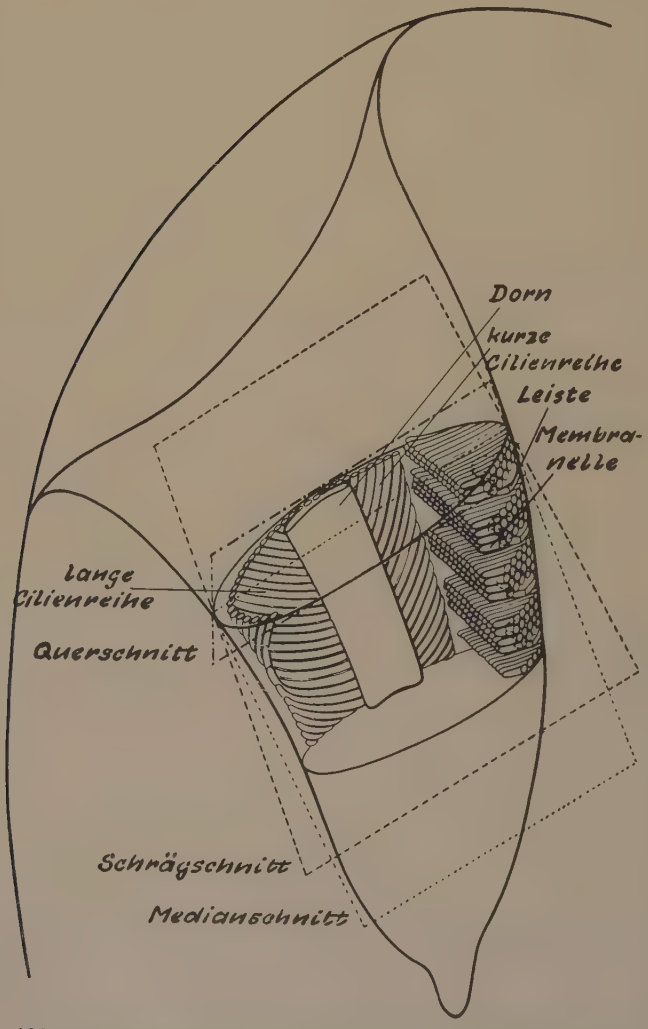

Abb. 14. Mundrohr von *N. ovalis* von links gesehen, die linke Seite ist durchsichtig gedacht. Zur Orientierung der Lage im Zellkörper vgl. Abb. 1. Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind die Cilien der Membranellen abgeschnitten gedacht; sie reichen bis über die Hälfte des Mundrohres.

des Tierkörpers wird dann das geschlossene Rohr des Vestibulums gebildet (vgl. Abb. 1).

Am Ende des bewimperten Vestibulums liegt der kleine, stark bewegliche, unbewimperte Cytopharynx, den ich nur im Phasenkontrastmikroskop, nicht aber auf den elektronenmikroskopischen Bildern gesehen habe.

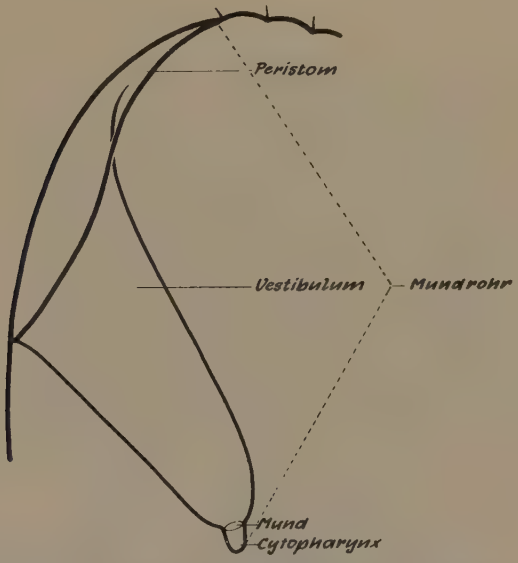

Abb. 15. Die Abschnitte des Mundrohres mit ihrer Nomenklatur.

Für die englische Literatur gibt Corliss (1954 [5] und [6]) eine klärende Übersicht. Danach ist die Buccalöffnung der Eingang in das Mundrohr. Die Buccalhöhle ist der Raum zwischen Buccalöffnung und dem Cytostom (Wetzels Peristom und Mundgrube), der tiefer ins Endoplasma führt und die Basis der verschiedenen Cilienorganellen enthält. Das Cytostom (Mund nach Wetzel), eine tief in der Buccalhöhle liegende Öffnung, führt in die kurze Röhre, die Cytopharynx genannt wird. Das Vestibulum ist ein vertieftes Gebiet in der Pellikula, das die Buccalöffnung umgibt und das Körpercilien enthält.

Wetzel unterscheidet in bezug auf die Ausbildung des Mundrohres verschiedene Typen. Bei den Strudlern, zu denen *Nyctotherus* gehört, unterscheidet er 1. den oberflächlichen Spaltmund, 2. a den einfach versenkten Spaltmund, 2. b den doppelt versenkten Spaltmund. Er zählt *Nyctotherus* zu der Gruppe mit doppelt versenktem Spaltmung. Das bedeutet, daß im Laufe der Evolution auf eine erste Einsenkung des Mundes noch eine zweite folgte.

Bütschli schreibt (auf S. 1357), daß das Mundrohr eine röhrige Einwachsung des die primitive Mundöffnung begrenzenden Ektoplasmas darstellt. Dadurch rückt die Mundöffnung an das Ende des Rohres.

Auf den elektronenmikroskopischen Aufnahmen wird bestätigt, daß das Ektoplasma am Aufbau des Mundrohres beteiligt ist. Man sieht die ektoplasmatische Schichtung in der Wand des Mundrohres: die doppelt konturierte Pellikula, das Alveolar- und das Kortikalplasma (Abb. 16).

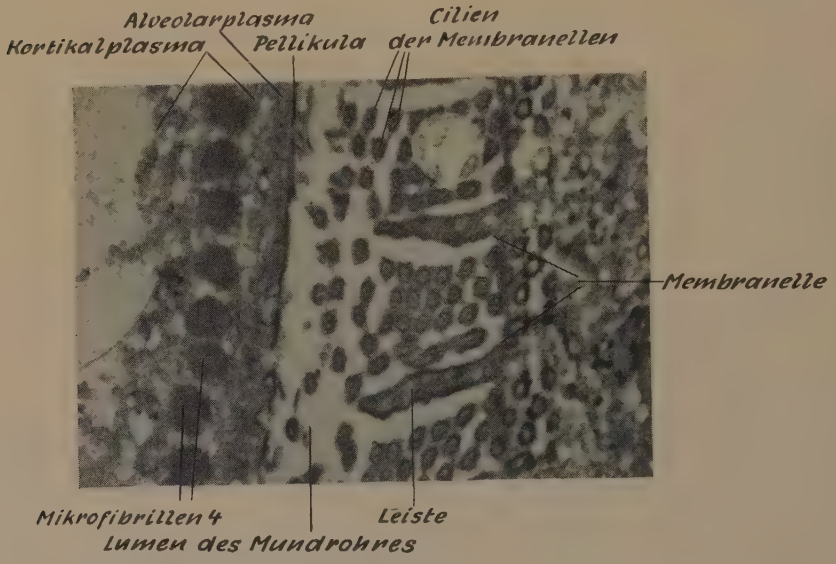

Abb. 16. *N. ovalis*. Schnitt durch das Mundrohr. Zwischen je vier Cilienreihen ist eine Leiste mit feiner Strichstruktur am Rand sichtbar. Auf der gegenüberliegenden Seite, der rechten des Mundrohres, liegen im Kortikalplasma die Mikrofibrillen 4. Auf der rechten Seite des Mundrohres ist die ektoplasmatische Schichtung erkennbar. Vergr. 7000 × 2,5 = 17 500fach. Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

Im Bereich des Vestibulums ist das Ektoplasma jedoch nur auf der Ventralwand und den Seiten sichtbar. Dorsal sind Membranellen vorhanden (s. u.). Dort fehlt das Ektoplasma. An der Seite hört es ganz plötzlich auf, wie bei *N. cordiformis* besonders deutlich wird (Abb. 17). Im Bereich des Peristoms dagegen ist auch auf der Membranellenseite Ektoplasma ausgebildet.

Ob im Bereich des Vestibulums das Ektoplasma sekundär rückgebildet wurde oder ob die Mundrohrbildung doch nicht so vor sich ging, wie Wetzel und Bütschli es annahmen, vermag ich nicht zu entscheiden. (Eine weitere Überlegung zu dieser Beobachtung vgl. S. 59).

Membranellen sind nach K a h l (1935 [29]) kurze Reihen dichtstehender Wimpern, die zu Platten verklebt sind. Jede Membranelle soll meist aus zwei Wimperreihen bestehen.

Ähnlich lautet die Definition von R e i c h e n o w (1953 [7] S. 94).

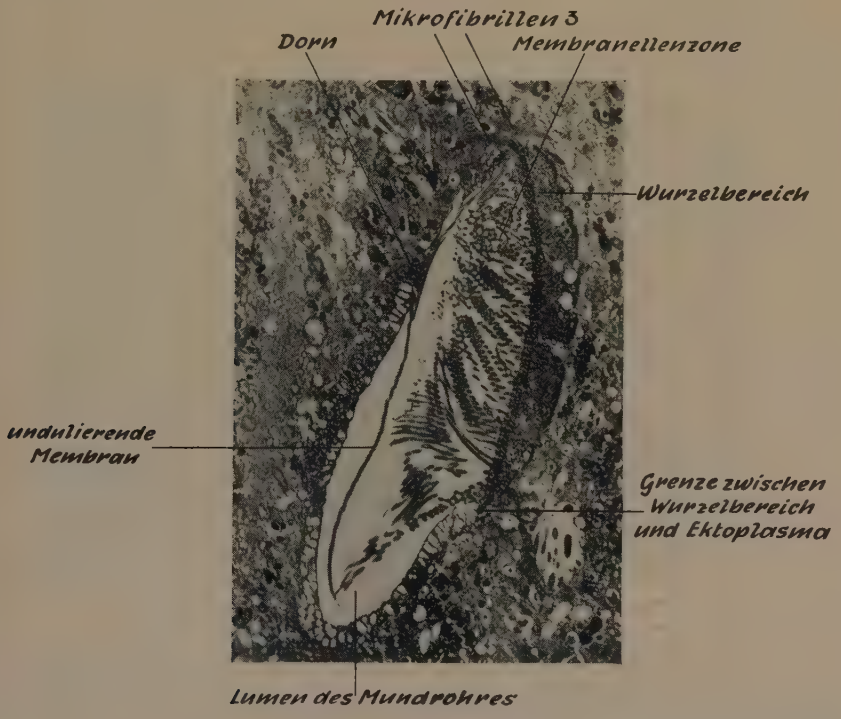

Abb. 17. *N. cordiformis.* Schnitt durch das Mundrohr. Auf der Membranellenseite, der dorsalen des Mundrohres, ist kein Alveolarplasma vorhanden, es hört ohne Übergang auf. Auf der rechten Seite des Mundrohres sieht man die Mikrofibrillen 3, die bei *N. cordiformis* stets kontrastarm sind. Vergr. 1500 × 2,7 = 4050fach. Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

Die Ausstattung mit Membranellen ist ein Thema, das in vielen lichtmikroskopischen Arbeiten behandelt wird. W e t z e l unterscheidet innerhalb des Mundrohres eine Membranellenzone und eine cilienfreie, die sich auch im Peristom verfolgen lassen.

Wie die elektronenmikroskopischen Aufnahmen ergeben, sind die Membranellen dorsal im Trichter senkrecht übereinander angeordnet (Abb. 16 u. 17). Jede Membranelle besteht aus vier

Wimperreihen, die dicht übereinander stehen. Die Zahl der Cilien in einer Reihe schwankt, beträgt etwa 15—20 und ist auch nach den Schnitten schwer zu bestimmen, da die Schnittrichtung (s. u.) meist schräg ist. Die Membranellen haben keine gemeinsame Hülle. Die Cilienscheiden erscheinen auf den Querschnittbildern leicht

Abb. 18. *N. cordiformis.* Vorderkörper annähernd längs geschnitten. Rechts liegen die Anschnitte der Mikrofibrillen 5 in mehreren Schichten übereinander; links sieht man die Membranellen mit ihren Wurzeln, rechts davon die Mikrofibrillen 6 der cilienfreien Zone. Die Leisten zwischen den Membranellen rechts im Bild sind typisch ausgebildet, die vier links davon ähneln dem Alveolarplasma. Vergr. 1500 × 2,7 = 4050fach. Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

miteinander verzahnt. Die Membranellen ragen frei ins Lumen und befinden sich in fortgesetzter Bewegung nach vorn und hinten.

Zwischen den aus den vier Cilienreihen bestehenden Membranellen befindet sich eine Leiste in Form einer Falte oder Ausstülpung von Plasma. In der Mitte der Leistenanschnitte sieht man oft einen oder mehrere Hohlräume, und die Ränder haben senkrecht zu ihrer Oberfläche eine leichte Strichstruktur (Abb. 16). Die zweischichtige Pellikula ist auf den Leisten häufig sichtbar.

Besonders bei *N. cordiformis* fällt auf, daß die Leisten manchmal eine Struktur haben, die dem Alveolarplasma erstaunlich ähnlich ist. Die Abb. 18 zeigt nebeneinander Leisten, von denen die vier links auf dem Bild dem Alveolarplasma gleichen, während die anderen die oben geschilderte typische Ausbildung zeigen. Vielleicht ist das Alveolarplasma, das sonst an der Membranellenseite nicht sichtbar ist (vgl. S. 56), in diese Strukturen eingegangen.

Diese leistenförmigen Vorwölbungen dienen anscheinend der Versteifung.

Wiederholt taucht in der Literatur die Frage auf, ob außer der Membranellenzone noch eine präorale undulierende Membran vorhanden ist. Bütschli (S. 1379) schreibt: „Bei den Heterotrichen und Hypotrichen ist auch die undulierende Membran längs des rechten Peristomrandes sehr verbreitert, erreicht jedoch das Vorderende gewöhnlich nicht. Sie setzt sich stets in den Schlund fort." Hierfür wird auch die Bezeichnung präorale Membran verwandt. Bütschli schreibt weiter (S. 1380): „Ich bin wenigstens überzeugt, daß die Borste, welche Claparède-Lachmann bei diesen Gattungen aus dem Munde hervorragen sahen, der optische Längsschnitt der Membran ist."

Stein schildert bei *N. cordiformis* ebenfalls eine Borste, die er auch abbildet; für *N. ovalis* gibt er an, daß sie keine Leitborste besitzen.

Entz erwähnt eine Leitborste, konnte aber eine undulierende Membran nicht beobachten.

Rosenberg beschreibt eine Borste und eine damit zusammenhängende Membran, die der Einführung der Nahrung dienen soll. Diesen Beschreibungen entsprechen wahrscheinlich folgende Strukturen, die mit Hilfe des Elektronenmikroskops sichtbar wurden.

Auf der rechten Innenseite des Vestibulums, also rechts von der Membranellenzone, verläuft eine Leiste in Längsrichtung des ganzen Rohres, die auf Schnitten wie ein doppelter Dorn aussieht (Abb. 17 u. Abb. 1 u. 14). Sie wird deswegen und zum Unterschied zu den Leisten zwischen den Membranellen auf den Abbildungen und Textfiguren Dorn genannt. Es handelt sich ebenfalls um eine Plasmavorwölbung, die nach beiden Seiten einen langen Fortsatz hat. Auch hier ist wieder die zarte Strichstruktur

erkennbar (Abb. 20). Wie dieser Dorn am Anfang und am Ende des Rohres ausgebildet ist, konnte ich nicht feststellen.

Hinter den Rändern dieser Leiste tritt beiderseits eine einfache Cilienreihe aus der Wand ins Lumen. Die Cilien der einen Reihe sind kurz und weisen dorsal in Richtung der Membranellen. Die der anderen Reihe zeigen ventral und sind sehr lang (Abb. 14, 19 u. 21).

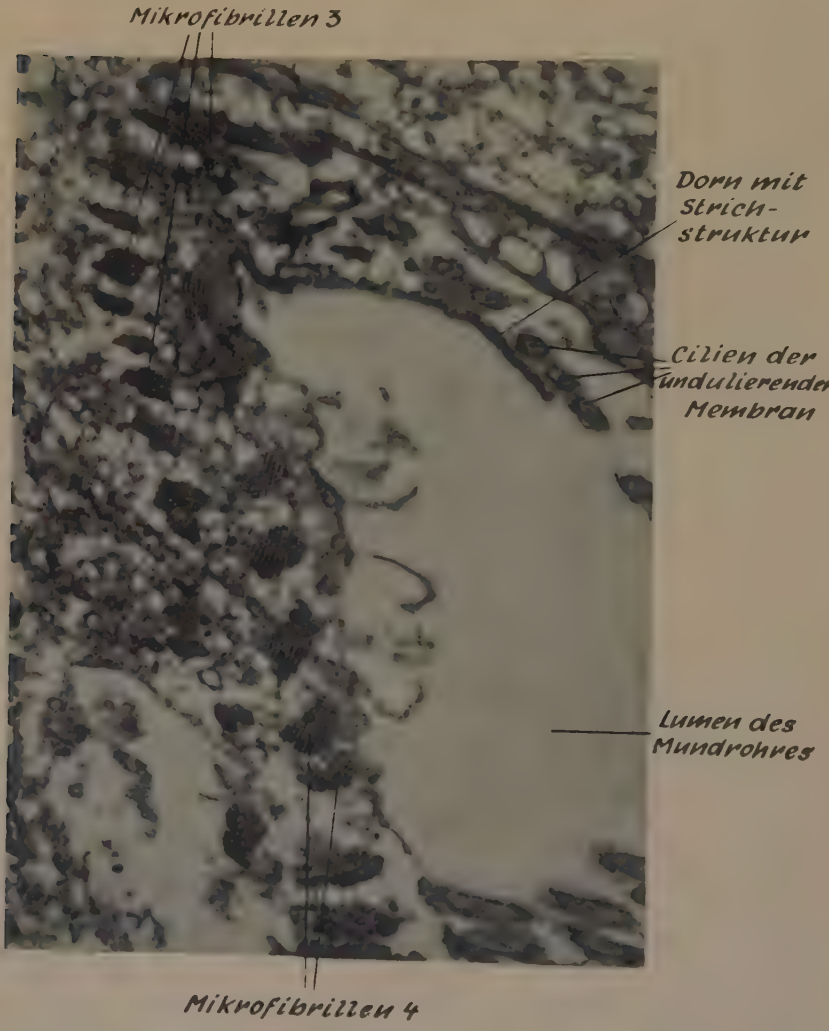

Abb. 20. *N. ovalis.* Schrägschnitt durch den rechten Teil des Mundrohres. Mikrofibrillen 3 in Längs- und Querschnitten. Mikrofibrillen 4 in Querschnitten. Vergr. 7000 × 4 = 28 000fach. Bei der Reproduktion auf 3/4 verkleinert.

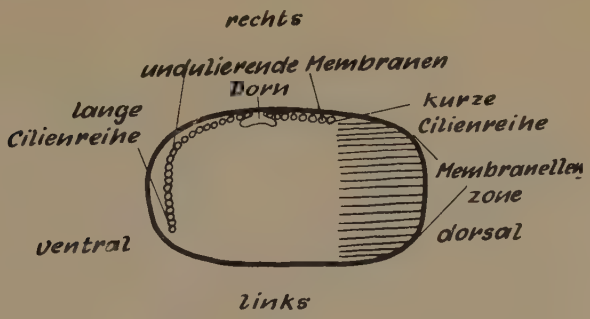

Abb. 19. Idealer Querschnitt durch das Vestibulum. Dieser Schnitt entspricht der Strich-Punkt-Linie der Abb. 14.

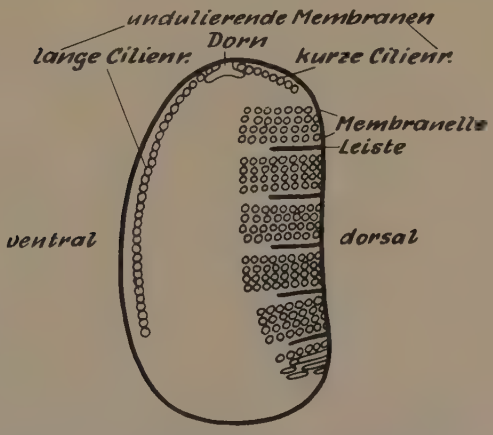

Abb. 21. Schrägschnitt durch das Vestibulum. Diese auf den Abbildungen am häufigsten getroffene Schnittrichtung entspricht der gestrichelten Linie der Abb. 14.

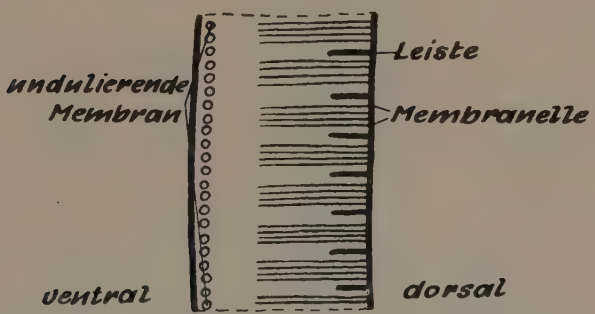

Abb. 22. Medianschnitt durch das Vestibulum. Dieser Schnitt entspricht der punktierten Linie der Abb. 14.

Die Cilien verlaufen schräg nach vorn und werden fast immer quer getroffen. Es entsteht die Frage, wieso man von der einen Cilienreihe nur wenige, von der anderen dagegen viele Cilienanschnitte erhält.

Aller Wahrscheinlichkeit nach unterscheiden sich die beiden Cilienreihen nur in der Länge ihrer Cilien. Der Winkel, den die Cilien mit dem Dorn bilden, und der Abstand der Cilien voneinander sind gleich.

Diese beiden Cilienreihen scheinen je einer präoralen oder undulierenden Membran zu entsprechen.

Die dem Dorn gegenüberliegende linke Wand des Rohres ist ohne besondere Differenzierungen.

Es ist also erstens die Membranellenzone mit der Viererperiode der Cilienreihen und den dazwischenliegenden Leisten, und zweitens der senkrecht dazu verlaufende Dorn zu erkennen, hinter dessen Rändern die zwei Cilienreihen entspringen (Abb. 14).

Bei einem idealen Querschnitt (Abb. 19) erschienen die Cilien einer Membranelle längsgetroffen, wenn sich diese Membranelle in einer Schlagphase senkrecht zur Rohrwand befände. Die undulierenden Membranen werden wahrscheinlich immer quergetroffen, da ihre Cilien schräg verlaufen.

Ein Medianschnitt ist in der Abb. 22 gezeichnet.

Man sieht die Leisten mit den vier Reihen Cilien dazwischen längsgetroffen. Die Cilien der undulierenden Membran erscheinen im Querschnitt. Die Länge der Leisten konnte nicht genau ermittelt werden. Sie sind aber wesentlich kürzer als die Cilien. Da man die Objekte beim Schneiden nur schwer orientieren kann und außerdem das Mundrohr des Tieres gebogen ist, ist die schräge Schnittrichtung am wahrscheinlichsten. Die meisten Schnitte entsprechen der Abb. 21, jedoch sind die Membranellen häufig auch längsgeschnitten. Die Schnittebenen sind in Abb. 14 eingezeichnet.

Immer wieder wird in der Literatur ein Plasmawulst beschrieben, der dem Mundrohr entlang verläuft. Ten Kate spricht von einem Basalwulst zu beiden Seiten des Mundrohres. Kudo schreibt, daß das Ektoplasma am Mundrohr verdickt sei, und Wetzel (S. 207) gibt folgende Schilderung: „Die lange, durch die Membranellen stark beanspruchte Mundgrube erhält die nötige Aussteifung durch das der Zone gegenüberliegende Ventralband, das als leistenförmige Stütze den inneren Teil begleitet.“ Auch Maier (1906 [42]) schreibt, das Ektoplasma sei unter der adoralen Zone stark verdickt. Dieser Basalwulst soll sich unter der adoralen Zone auch im Schlund unter dessen Dorsalwand fortsetzen, und auch an der Ventralwand werden von Maier leistenförmige Erhebungen beschrieben. Nach Rosenberg zieht der

Basalwulst entlang der Membranellenzone, biegt am Cytopharynx um und läuft an der anderen Seite wieder nach oben.

Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigen, daß es sich bei diesem Organell nicht einfach um einen Ektoplasmastrang handelt, der ein- oder beidseitig am Mundrohr entlang läuft. Er ist von den gewöhnlichen Ektoplasmaschichten unterschieden, wie sie auch am Mundrohr deutlich ausgebildet sind. Dieses Plasma hat die gleiche Anordnung wie die Wurzeln der adoralen Membranellenzone, und ich möchte es deshalb bei der Beschreibung der Wurzeln der adoralen Membranellen behandeln (vgl. S. 69).

Bei *N. cordiformis* ist die Ausbildung des Mundrohres grundsätzlich gleich. Nur der Dorn ist von der rechten Seite mehr zur Ventralseite verschoben, so daß die kurze Cilienreihe eine größere Anzahl Cilienquerschnitte aufweist als die von *N. ovalis*.

6. Beobachtungen fibrillärer Strukturen

Wenn es sich im Laufe meiner Untersuchungen auch herausstellte, daß die „Kernaufhängung" und die Frontallamelle keine Fibrillen darstellen, so habe ich andererseits doch eine Reihe von fibrillären Strukturen an anderen Stellen des Körpers gefunden.

Betrachtet man die Vielfalt der Strukturen, die in der Literatur mit dem Wort Fibrille bezeichnet werden, so kann man nur schwer erkennen, in welchem Sinn dieser Ausdruck jeweils gebraucht wird und ob zwei Autoren die gleichen Strukturen gesehen haben. Dies gilt in besonderem Maße für die lichtmikroskopisch beschriebenen Fibrillen. Hinzu kommt, daß selbst bei nahe verwandten Arten die Fibrillensysteme ganz verschieden ausgebildet sein können; hierfür sind schon die beiden in dieser Arbeit untersuchten *Nyctotherus*arten ein Beispiel. Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, daß die lichtmikroskopisch beschriebenen Fibrillen, wie Silberliniensysteme, Myoneme, Neurofibrillen usw. im Elektronenmikroskop nicht eindeutig wiederzufinden sind, da die im Elektronenmikroskop sichtbaren fibrillären Strukturen dicht an oder häufig unter der Grenze lichtmikroskopischer Auflösung liegen.

Einen Klärungsversuch unternimmt Parducz (1958 [51]). Er bezieht sich aber vorwiegend auf die Verhältnisse bei *Paramaecium*. Außer den Ergebnissen von Klein, Gelei u. a. berücksichtigt er auch die ersten elektronenmikroskopischen Befunde.

Ich werde in den folgenden Beschreibungen immer dann auf die elektronenmikroskopischen Arbeiten an Ciliaten verweisen, wenn ich glaube, daß es sich um Strukturen handelt, die meinen Beobachtungen entsprechen.

Das Verständnis des Baues und Verlaufs der im Elektronenmikroskop erkannten Strukturen wird noch durch folgendes erschwert: wenn man nur Anschnitte, aber keine Serien hat und auch die Richtung der Schnitte, insbesondere durch die betreffende Fibrille nicht kennt, kann man von einem System kaum eine räumliche Vorstellung gewinnen.

Eine Einteilung der fibrillären Strukturen nach ihrem Durchmesser, verbunden mit einer Nomenklatur, gibt Frey-Wyssling (1955 [23] S. 69), an dessen Einteilung ich mich in den folgenden Abschnitten anlehnen möchte.

Beim Betrachten meiner elektronenmikroskopischen Aufnahmen kann man bei beiden *Nyctotherus*arten mehrere Fibrillensysteme unterscheiden: eins kommt nur bei *N. ovalis* vor, drei sind beiden Arten gemeinsam, ein fünftes und sechstes sind auf *N. cordiformis* beschränkt.

Wegen der oben genannten Schwierigkeiten erscheint es mir zweckmäßig, diese sechs Fibrillensysteme mit Hilfe einer Numerierung nacheinander zu beschreiben:

1. die normalen Körpercilienwurzeln (nur bei *N. ovalis)*, 2. die Wurzeln der Membranellen, 3. die mit den Cilienwurzeln der undulierenden Membran in Verbindung stehenden Mikrofibrillen, 4. die versteifenden Mikrofibrillen am Mundrohr, 5. die unstrukturierten Mikrofibrillen im Ektoplasma von *N. cordiformis*, 6. die strukturierten Mikrofibrillen am cilienfreien Rand von *N. cordiformis*.

Zu 1: Der Feinbau der Körpercilien, die 9+2 Struktur, deckt sich mit den immer wieder in der Literatur beschriebenen Befunden. Deutlich erkennbar ist das Kinetosom, das oft auch Basalkörper oder in der französischen Literatur Blépharoplast genannt wird. Das Kinetosom gibt nach außen die Cilie, nach innen die Wurzelfaser ab (Lwoff 1950 [41]). Das Kinetosom ist zylinderförmig und wird im unteren Teil nur aus den neun Randfibrillen gebildet. Ein Schema findet sich bei Randall (1958 [54]). Die beiden mittleren Filamente der Cilie enden in einem Knötchen,

unter dem eine Membran liegt. Nun folgt der Hohlzylinder, von dem aus Mikrofibrillen entstehen können (Abb. 5 u. 23).

An Oberflächenschnitten sieht man, daß die Cilien paarweise angeordnet und untereinander verbunden sind. Jedes Kinetosom gibt zum Körperinneren Filamente ab, die sich zu Mikrofibrillen vereinigen und dadurch das Kinetodesma bilden. Das Kinetodesma verbindet alle Basalkörner einer Reihe (Metz 1953 [44], Lwoff 1950 [41] u. a.) und entspricht anscheinend dem direkt verbindenden Silberlinensystem von Klein (vgl. Metz, Pitelka und Westfall 1953 [45]; Sedar, Keith und Porter 1955 [72]; Roullier, Fauré-Fremiet 1958 [65]). Über diese kineto-

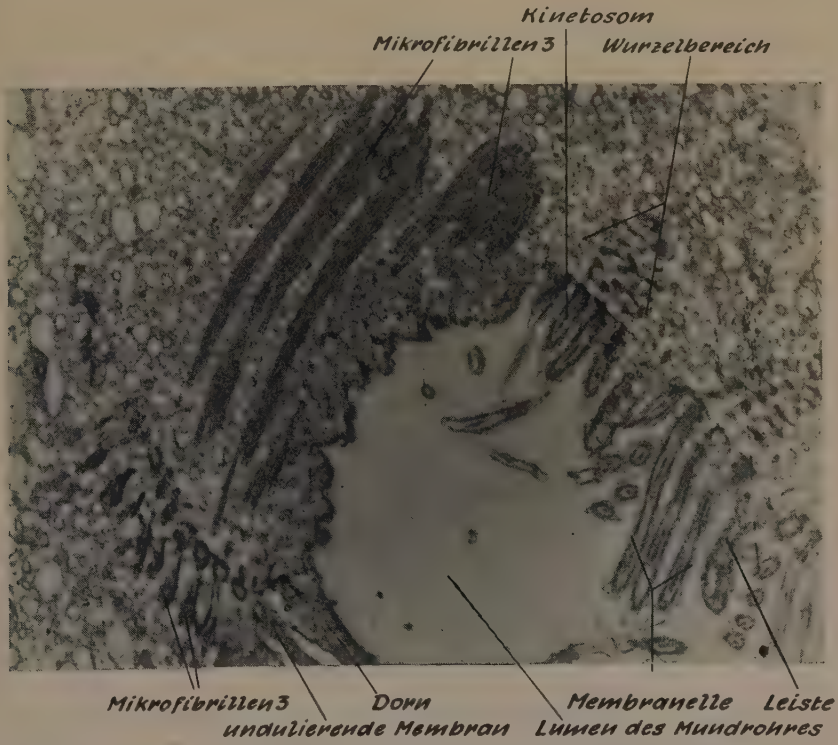

Abb. 23. *N. ovalis*. Schrägschnitt durch den rechten Teil des Mundrohres. Dorsal sind die Membranellen mit ihren Wurzelbereichen sichtbar. Die Kinetosome der Cilien zeigen den typischen Aufbau. An der rechten Seite des Mundrohres ist die ektoplasmatische Schichtung erkennbar. Ferner sieht man die Mikrofibrillen 3 in Längs- und Querschnitten und im Zusammenhang mit den Cilien der undulierenden Membran. Vergr. 7000 × 2,2 = 15 400fach. Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

desmatischen Strukturen ist in der Literatur häufig geschrieben worden. Roullier und Fauré-Fremiet (1956 [61] [62]) sprechen von einem ektoplasmatischen System, das mit den Cilien in Verbindung steht. Auch die von Randall (1958 [54], 1956 [55], 1955 [56]) und von Fauré-Fremiet und Roullier 1955 [15] und in anderen Arbeiten (vgl. Literaturverzeichnis) bei *Stentor*, *Spirostomum* u. a. beschriebenen Kinetodesmata haben anscheinend nur eine besondere Ausbildung erfahren, die bei *Nyctotherus* fehlt und mit der fehlenden Kontraktilität zusammenhängen kann.

In Übereinstimmung mit Roth (1957 [67]) sieht man auf manchen Bildern auch einzelne mit den Cilien in Verbindung stehende Filamente, die nicht zu Mikrofibrillen vereinigt sind.

Auch bei *N. cordiformis* sind die Cilien paarweise angeordnet und untereinander verbunden, einzelne Filamente wie bei *N. ovalis* beobachtete ich hier nicht; hier stehen die Mikrofibrillen 5 mit den Cilien in Verbindung.

Zu 2: Im Wurzelbereich der adoralen Membranellenzone fällt ein sehr regelmäßiges fibrilläres System auf:

Man sieht auf den Schnitten ein Muster aus häufig gleichseitigen Dreiecken (Abb. 24 u. 23).

Die Eckpunkte dieser Dreiecke haben die Form kleiner Knötchen (Durchmesser etwa 1000 Å), zwischen denen Filamente

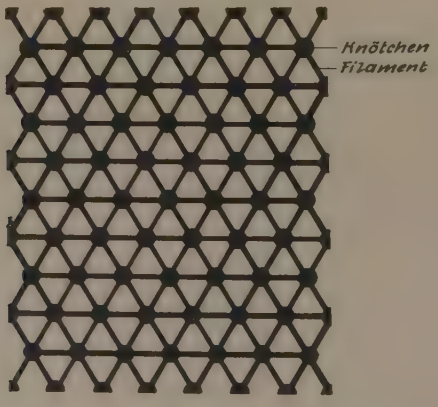

Abb. 24. Dreieckstruktur in Schnitten durch das Wurzelsystem der Membranellen und im Plasmastrang am Rande des Peristoms.

(700 Å Durchmesser, 2000 Å Länge) in sechs Richtungen als Seitenkanten der Dreiecke ausgespannt sind. Dadurch entsteht ein hexagonales Muster. Die Filamente sind aus zwei bis vier sehr feinen Einzelfilamenten zusammengesetzt.

Es soll nun versucht werden, sich nach diesen Bildern eine räumliche Vorstellung zu machen. Entsprechende Strukturen wurden von Rouiller und Fauré-Fremiet (1958 [64]) als Versteifung des Mundrohres bei *Campanella*, von Randall und Jackson (1958 [54]) als Wurzeln der adoralen Membranellenzone bei *Stentor* und von Jakus in einer Schicht der Cornea (Descement) aus dem Vertebratenauge beschrieben. Eine gleiche Anordnung findet sich nach Engström und Fineau (1958 [9] S. 134) im Flugmuskel der Schmeißfliege. Bei all diesen Autoren stimmt die Beschreibung der Anordnung grundsätzlich überein, nur schwanken die Größenangaben.

Ich möchte zunächst die Auffassung der Autoren referieren.

Jakus stellt sich mehrere Schichten übereinanderliegender Dreiecksnetze vor, die auf keine Weise miteinander verbunden sind. Es sind also keine durchgehenden Längsfilamente ausgebildet. Als Beweis wird neben den Schnitten mit den Netzmustern ein Schnitt gezeigt, der aus Längsfilamenten mit Querverbindungen besteht und wo man deutlich erkennt, daß diese „Längsfilamente" in Wirklichkeit die einzelnen Knoten sind.

Rouiller und Fauré-Fremiet halten ein dreidimensionales Netz für wahrscheinlich. Sie kommen zu dieser Überzeugung, weil trotz verschiedener Schnittrichtungen dieses gleichmäßige Muster zu finden sei. Allerdings sagen sie nicht, wie man sich dieses dreidimensonale Netz vorstellen kann.

Randall geht von der Vorstellung aus, daß durchgehende Längsstränge, die Wurzelfilamente, durch Brücken miteinander verbunden sind. Diese Querfilamente bilden verschiedene Etagen und sind untereinander nicht verbunden. Es handelt sich also um zweidimensionale Netze. Unklar bleibt, wie sich die Wurzelfilamente auf die Knötchen und Brücken verteilen und wieso auf dem abgebildeten Längsschnitt nie Querverbindungen oder Knötchen zu sehen sind.

Ich möchte jetzt diese Theorien zu meinen Bildern in Bezug setzen. Wie sich zeigen wird, ist es jedoch nach den Schnittbildern nicht möglich, sich zweifelsfrei für eine dieser Theorien zu entscheiden.

Denkt man sich senkrecht durchlaufende Filamente, etwa in Verlängerung der Cilienfilamente, oder wie sie Randall und Jackson in dem genannten Längsschnitt abbilden, kommt man zu folgenden beiden Vorstellungen; einerseits können die einzelnen Ebenen nur durch die durchlaufenden Filamente miteinander in Kontakt stehen (Randalls Prinzip), oder aber die einzelnen Etagen können untereinander auch noch durch Filamente verbun-

den sein. Dabei entstehen zusammengesetzte Körper, die von verschiedenen Flächen begrenzt werden; denn Körper, die als begrenzende Flächen nur gleichseitige Dreiecke haben, können den Raum nicht lückenlos füllen.

Besitzen die Strukturen aber keine durchlaufenden Filamente, so sind die Ebenen aus Dreieckmustern (J a k u s) völlig voneinander getrennt; oder aber die Wurzelfilamente sind die Kanten

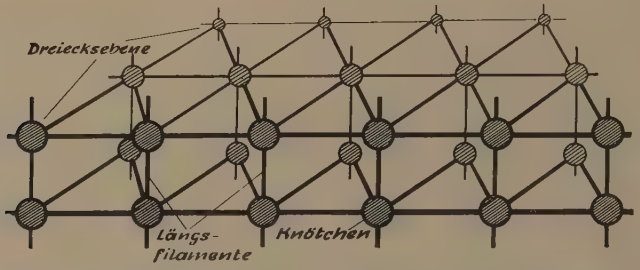

Abb. 25. Räumliches Schema, in das die auf den Schnitten sichtbare Dreieckstruktur eingepaßt werden kann.

zusammengesetzter Körper, die außer von dreieckigen auch von viereckigen Flächen begrenzt werden.

Ich möchte annehmen, daß es sich bei den bei *Nyctotherus* gefundenen Strukturen um Dreiecksebenen handelt, die durch Längsfilamente miteinander verbunden sind (Abb. 25).

Es soll nun die Verknüpfung dieser Systeme mit den Cilien erörtert werden.

F a u r é - F r e m i e t gibt an, daß die Wurzelfilamente, die ungeordnet aus dem Kinetosom entstehen, sich stark ausdehnen und verzweigen und schließlich mit der Netzmasse in Verbindung treten.

R a n d a l l glaubt, daß zehn Wurzelfilamente gebildet werden, die in zwei Reihen seitlich und nicht kreisförmig angeordnet seien. Wie sie mit dem Netzwerk in Verbindung stehen, konnte ich der Arbeit nicht entnehmen.

Bei J a k u s handelt es sich um eine Augenschicht, in der keine Cilien auftreten. Überhaupt scheint es sich hier doch um eine andere Anordnung zu handeln als bei den Protozoen.

Aus meinen Aufnahmen geht hervor, daß die Wurzelfilamente nicht direkt von den Cilienfilamenten ableitbar sind. Sie werden

unterhalb des Kinetosoms neu gebildet, bzw. scheinen daraus hervorzugehen. Wie die Filamente das Sechseckmuster aufbauen, konnte ich nicht klären. Jedenfalls scheinen sie schon dicht am Kinotosom zu dem sechseckigen Netz angeordnet zu sein.

Das gleiche Muster fand ich auch bei dem in Kap. V 5 erwähnten Plasmastrang (Abb. 26). Auf den meisten Bildern sieht man jedoch nur die Knötchen und einzelne fibrilläre Strukturen.

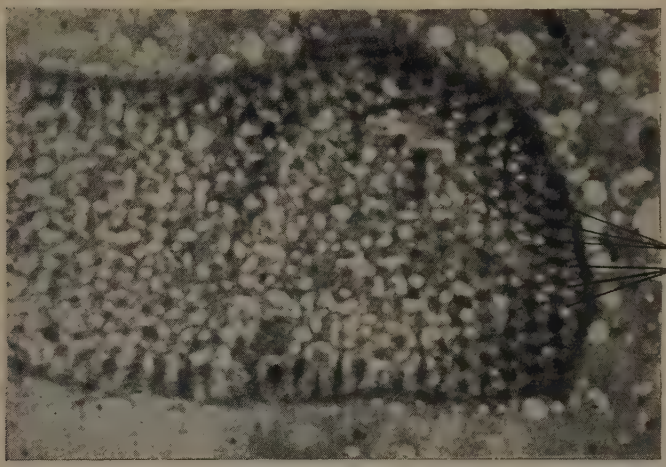

Abb. 26. *N. ovalis*. Schnitt durch den Plasmastrang am Mundrohr. Rechts ist die Dreieckstruktur deutlich, links sind nur die Knötchen sichtbar. Vergr. 7000 × 2,5 = 17 500fach. Bei der Reproduktion auf ¾ verkleinert.

Die Anschnitte des Organells fehlen auf der Membranellenseite des Mundrohres. Auf den übrigen Seiten trifft man sie alternierend.

Ich kann mir nun denken, daß dieser Strang dem von Rouiller bei *Campanella* beschriebenen entspricht, der das Mundrohr spiralig umgibt und mit den Cilien der Membranellen in Verbindung steht. Eine direkte Verbindung zwischen Wurzelsystem und dem Strang habe ich jedoch nicht gesehen.

Zu 3: Ganz besonders schwer verständlich sind die Mikrofibrillen, die mit den Wurzeln der Cilien der undulierenden Membran in Verbindung stehen. Man sieht auf einigen Bildern die gewöhnlichen Cilienwurzelfibrillen. Häufig, aber nicht immer findet man jedoch sehr scharf begrenzte Fibrillenbündel, die entlang der Dornseite verlaufen und meist längsgetroffen erscheinen (Abb. 23).

Wie schon bei der Beschreibung des Mundrohres gesagt wurde, entspringen hinter dem Dorn die Cilien der undulierenden Membranen. Die eben erwähnten Mikrofibrillenbündel könnten im Einklang mit den Aufnahmen rechts der Membranellenzone beginnen, an dem Dorn entlang nach unten ziehen, je eine Cilie für die undulierende Membran abgeben und schließlich abermals umbiegen. Dadurch entstehen die ein oder zwei quergetroffenen Mikrofibrillenreihen, die parallel den Cilienquerschnitten der undulie-

Abb. 27. *N. ovalis*. Ausschnitt aus der Abb. 23. Die Filamente der Mikrofibrillen 3 sind am Ende bulbusartig verdickt. Vergr. 15 000 × 4 = 60 000fach. Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

renden Membran zu sehen sind. Am Ende sind die Mikrofibrillen bulbusartig verdickt und geschlossen: sie sind an dieser Stelle elektronenoptisch dichter (Abb. 27).

Zu einem Bündel (Abb. 27) gehören bis zu 15 Einzelfilamente, die etwa einen Durchmesser von 300 Å haben. Der Gesamtdurchmesser liegt zwischen 0,3 und 0,45 µ. 3—5 Pakete laufen parallel, und auf einigen Bildern (Abb. 23) sieht man eine zweite Gruppe davon. Ein Bündel sieht im Querschnitt aus, als ob es aus mehreren Platten aneinandergereihter Knoten bestände. Jede Platte wird aber anscheinend aus laufenden Strängen gebildet, da man in Längs- und Schrägschnitten nur parallel verlaufende Filamente sieht (Abb. 20, 23, 27). Diese Filamente scheinen mit gleichartigen Knoten besetzt zu sein. Die Abstände der Knoten voneinander sind im gleichen Filamentenbündel gleich, unterscheiden sich jedoch in verschiedenen Bündeln. Man kann sich diese Strukturen durch eine verschieden starke Spiralisierung der einzelnen Filamente entstanden denken.

Zu 4: Außer diesen Mikrofibrillen, die mit ziemlicher Sicherheit mit den Cilien der undulierenden Membran in Verbindung stehen, kann man noch eine Gruppe von Filamentenbündeln mit der gleichen Feinstruktur beobachten, die aber anscheinend nicht mit den Cilien in Verbindung steht. Ihre Querschnitte sieht man an der linken cilienfreien Seite des Mundrohres (Abb. 16). Sie ähneln sehr stark den von Rouiller und Fauré-Fremiet (1958 [63]) beschriebenen Pharyngealfasern. Die Autoren nehmen an, daß es sich um elastische Proteinstäbe handelt, die den Zellschlund versteifen. Die Feinstruktur der Mikrofibrillen 4 ist der in der vorigen Gruppe beschriebenen so ähnlich (Abb. 20, 28) und die beiden Typen liegen so dicht beieinander, daß es sehr zweifelhaft ist, ob es sich nicht überhaupt um Anschnitte desselben Systems handelt.

Die Aufnahmen der Fibrillen 2—5 stammen alle von *N. ovalis;* entsprechende Strukturen kommen auch bei *N. cordiformis* vor, nur sind sie hier wesentlich kontrastärmer (Abb. 17).

Zu 5: Außer diesen einander sehr ähnlichen Strukturen gibt es eine Gruppe von Mikrofibrillen, die ich nur bei N. *cordiformis* gefunden habe (Abb. 18, 29). Sie liegen dicht unter der Oberfläche und laufen parallel zu ihr. Manchmal findet man sie in ein oder zwei Schichten dachziegelartig übereinander (Abb. 18). Sie treten

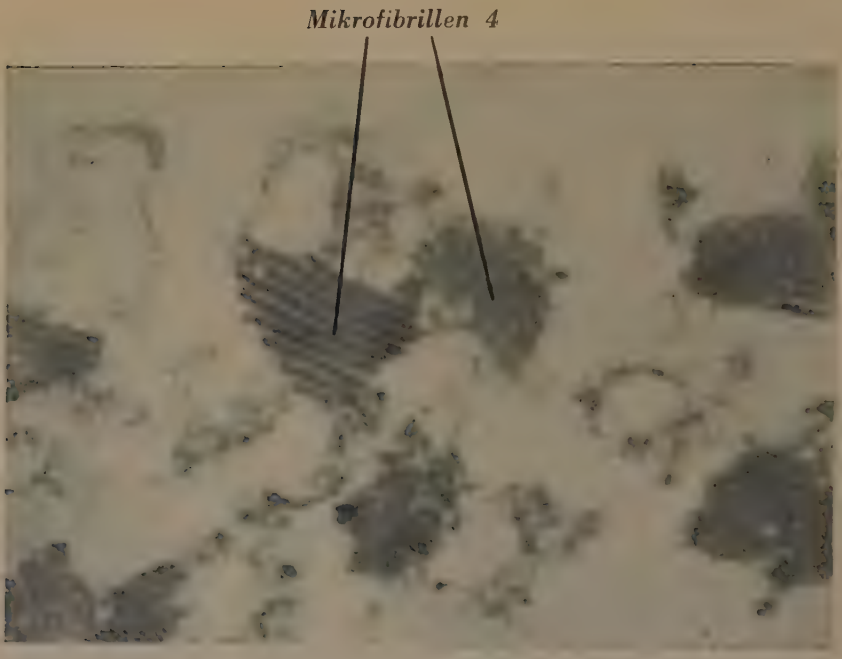

Abb. 28. *N. ovalis.* Ausschnitt aus der Abbildung 20. Mikrofibrillen 4 im Querschnitt am Rande des Mundrohres. Vergr. 15 000 × 4 = 60 000fach.

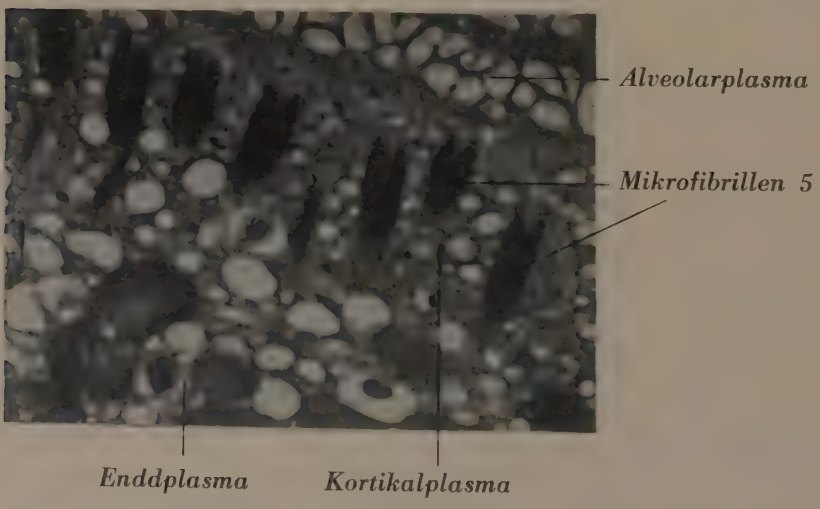

Abb. 29. *N. cordiformis.* Schrägschnitt an der Oberfläche. Die unstrukturierten Mikrofibrillen 5 stehen mit den Cilien in Verbindung und treten wie diese paarweise auf. Vergr. 7000 × 2,8 = 19 600fach. Bei der Reproduktion auf 3/4 verkleinert.

paarweise auf und stehen mit den Cilien in Verbindung. Trotz zahlreicher Aufnahmen konnte ich nie eine Feinstruktur finden. Die gleiche Beobachtung machte R a n d a l l (1958) an seinen als M-Bands beschriebenen Strukturen bei *Stentor*. Die Mikrofibrillen 5 haben einen Durchmesser von 0,3—0,5 µ.

Z u 6 : Als letzte Gruppe sollen die Mikrofibrillen am Rande des Peristoms von *N. cordiformis* behandelt werden. Diese Zone (Abb. 18) ist cilienfrei, wie schon die Lichtmikroskopiker feststellen konnten (W e t z e l S. 287). Die Mikrofibrillen stehen mit

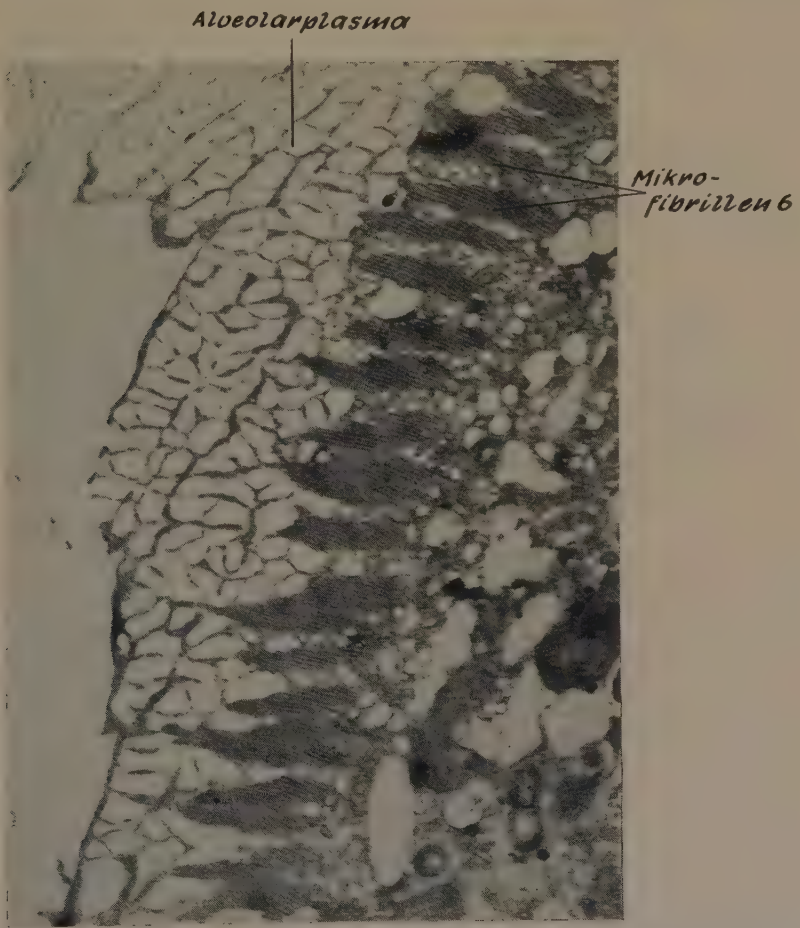

Abb. 30. *N. cordiformis*. Die strukturierten Mikrofibrillen 6 am cilienfreien Rande des Peristoms stehen mit dem Alveolarplasma in Verbindung. Vergr. 7000 × 3,9 = 27 300fach. Bei der Reproduktion auf $^2/_3$ verkleinert.

dem Ektoplasma in Verbindung und scheinen am Aufbau der Versteifung beteiligt zu sein (Abb. 30). Sie haben einen ganz ähnlichen Aufbau wie die der Nummer 3 und 4 und zum Teil auch wie die von Noirot-Thimoithée (1958 [47] bei Ophryoscoleciden beschriebenen Mikrofibrillen. Ihr Durchmesser beträgt 0,3—0,4 µ, der der Einzelfilamente 0,04 µ und weniger. Es sieht aus, als wären die Mikrofibrillen aus Filamenten aufgebaut, die sich im Schnitt gitterförmig überkreuzen. Sie können kompakt, aber auch sehr locker sein.

Bei Nyctotherus kommen also drei verschiedene Mikrofibrillentypen vor: 1. die strukturierten der Nr. 1, 3, 4 und 6; 2. die unstrukturierten der Nr. 5 und 3. die zu der Dreieckstruktur angeordneten der Nr. 2.

Alle diese Typen sind in ähnlicher Form schon bei Protozoen beschrieben worden; Angaben über wesentlich andere Fibrillensysteme bei Protozoen habe ich nicht gefunden.

7. Bakterien — Mitochondrien — Symbiose

In dem Kapitel über die Einschlußkörper erwähnte ich bereits Bakterien, die häufig mit Mitochondrien zusammen in dichten Nestern vorkommen (Abb. 1, 3).

Über diese enge Aneinanderlagerung, eine förmliche Zusammenballung von Mitochondrien und Bakterien, konnte ich in der lichtmikroskopischen Literatur keine Angaben finden.

Saszuchin (1928 [70]) beobachtet zwar bei *N. ovalis* Anhäufungen, die meinen Bakterien-Mitochondrien-Verklumpungen entsprechen. Er nimmt an, daß es sich um Bakterien handelt, die sich im Wirtsorganismus vermehren können. Er konnte jedoch die Mitochondrien zwischen den Bakterien nicht sehen.

Wenn in lichtmikroskopischen Arbeiten Mitochondrien in Zusammenhang mit Bakterien gebracht werden, wie das besonders in den zwanziger Jahren geschah, so nur in Verbindung mit dem Problem, ob Mitochondrien und Bakterien dasselbe seien. Diese Frage ist längst entschieden und hat nur noch historisches Interesse (Koch 1930 [31]).

Erst mit Hilfe des Elektronenmikroskops ist man auf die Zusammenballung von Bakterien und Mitochondrien aufmerksam geworden. Fauré-Fremiet (1952 [11]) hat diese Beobachtung zuerst beschrieben. Mit Hilfe von Antibiotica führte er bei *Euplotes* Ausschaltungsversuche durch und stellte dabei fest, daß die *Euplotes* ohne Bakterien nicht leben können. 1954 [13] veröffentlichte er eine kurze Arbeit, in der er das nahe Verhältnis von

Mitochondrien zu Bakterien sowie Versuche der Reduktion von Tetrazoliumsalzen durch die Protozoen beschreibt (vgl. 1954 [14]).

M e y e r und F r a n k (1957 [46]) haben die Bakterien-Mitochondrien-Verklumpung ebenfalls beobachtet, und zwar in den Mycetocyten der Schaben. Sie schreiben (S. 40): „Während in den

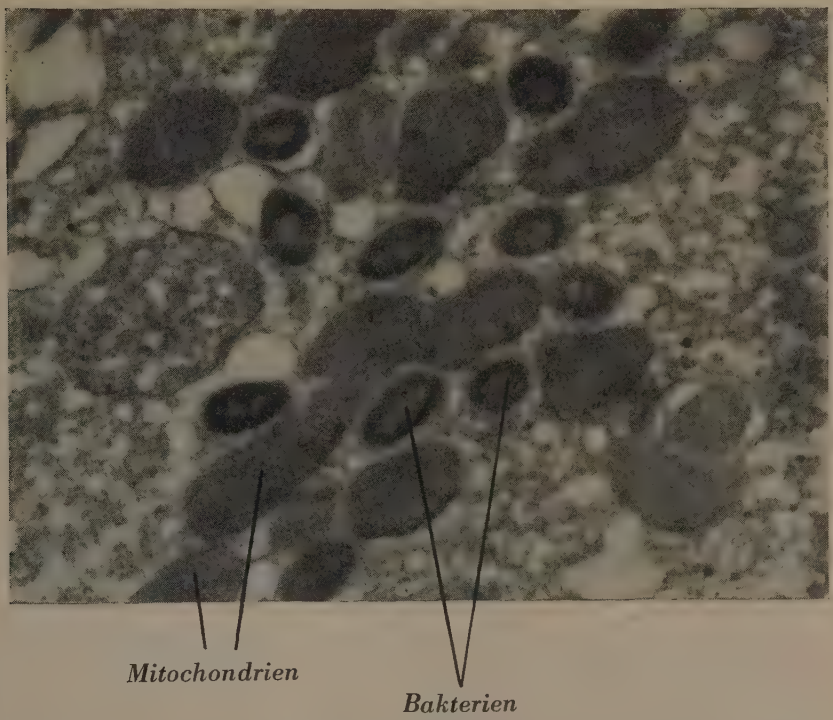

Abb. 31. *N. ovalis.* Mitochondrien und Bakterien kommen überall im Endoplasma vor. Vergr. 15 000 × 1,5 = 22 500fach.

Fettzellen die Mitochondrien in die Cytoplasmabahnen eingelagert sind, zeigen die Bakteriocyten als auffallendes Merkmal Mitochondrien in einem spärlichen und wenig differenzierten Grundplasma zwischen den symbiontischen Bakterien. Daraus geht hervor, daß innerhalb der Bakteriocyten ein reger Stoffwechsel stattfindet. Da in den meisten Fällen Mitochondrien sich an Bakterien anlagern, dürfte es auch wahrscheinlich sein, daß bestimmte physiologische Prozesse zwischen Bakterien und Mitochondrien ablaufen."

Meine eigenen Beobachtungen decken sich mit diesen Ergebnissen. Bei *Nyctotherus* sind die Mitochondrien häufig eingebuchtet; in diesen Buchten liegen die Bakterien (Abb. 4, 9 u. 31). Es wurde nicht versucht, die Bakterien zu isolieren und zu züchten. Die Annahme, daß es sich hier um Bakterien handelt, gründet sich auf einen Vergleich mit elektronenmikroskopischen Aufnahmen von Bakterien.

Die Bakterien, die von zwei Membranen umgeben sind, erscheinen sehr dunkel, in der Mitte aber hell. Sie sind zylinderförmig und werden längs- und quergeschnitten angetroffen. Es kommen auch einzelne im Plasma verstreut liegende Bakterien vor und solche in abgeschlossenen Vakuolen.

Versuche über die Art dieser Symbiose, wie sie Fauré-Fremiet schon begonnen hat, müßten hier angeschlossen werden. Auch wäre interessant zu wissen, auf welche Weise die Bakterien in die Nyctotheren gelangen und ob sie sich dort vermehren. Auf einer Aufnahme sah ich im Mundrohr angeschnittene Bakterien.

VI. Zusammenfassung

I. Aufgabe dieser Arbeit war es, den submikroskopischen Feinbau der „Kernaufhängung" von *Nyctotherus ovalis* (Leidy 1867) elektronenmikroskopisch festzustellen. Da in diesem Zusammenhang einige andere Zellbestandteile untersucht werden mußten, beschäftigen sich Abschnitte der Arbeit mit der Ausbildung des Ektoplasmas, der Verteilung der Einschlußkörper im Endoplasma, den fibrillären Strukturen und der damit im Zusammenhang stehenden Morphologie des Mundrohres.

II. *Nyctotherus* ist ein heterotricher Ciliat der Ordnung *Spirotricha*, der nie freilebend angetroffen wird.

III. Unter dem Thema Methodik wird über die Züchtung von *Nyctotherus* in Schaben und in künstlicher Nährflüssigkeit berichtet. Für die lichtmikroskopische Untersuchung wurden Total- und Schnittpräparate angefertigt. Die Fixierungen für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen waren Kaliumpermanganat nach Luft, ein Fixierungsgemisch nach Lehmann und Osmiumtetroxyd nach Sjöstrand.

IV. Es wurden lichtmikroskopische Arbeiten von Stein (1867), Bütschli (1889), Entz (1914), Zulueta (1926),

Grassé (1926), Ten Kate (1927) und Kudo (1936) referiert, soweit sie die „Kernaufhängung" behandeln.

V_1. Bei den meisten Individuen von *N. ovalis* werden in dem Körnerfeld, dem Raum zwischen Makronukleus und Frontallamelle, eine große Anzahl von Glykogenkörnern gespeichert. Im übrigen Teil des Körpers sind nur einzelne von Vakuolen umgebene Körner sichtbar.

V_2. Das Ektoplasma ist aus drei Schichten zusammengesetzt: der Pellikula, dem Alveolar- und dem Kortikalplasma.

V_3. *Die „Kernaufhängung" und die Frontallamelle bestehen weder aus Fibrillen noch aus Membranen, wie allgemein beschrieben wurde, sondern bilden ein schaumartiges Plasmanetz, das die gleiche Struktur wie das Kortikalplasma hat und auch mit ihm in direkter Verbindung steht.* Die „Kernaufhängung" hüllt Makro- und Mikronukleus getrennt voneinander ein.

Die „Kernaufhängung" und die Frontallamelle sind keine starren Strukturen, sondern unterliegen starken Veränderungen. Die Untersuchung der Plasmaeinschlüsse bei normal ernährten Tieren und die Beobachtungen an Hungertieren ergaben, daß die Ausbildung der „Kernaufhängung" wahrscheinlich mit dem Ernährungszustand der Tiere zusammenhängt. Im allgemeinen besitzen nur solche Individuen eine deutlich ausgeprägte „Aufhängung", die reichlich Glykogen gespeichert haben.

Vermutlich dient die „Aufhängung" von *N. ovalis* weniger der Kernfixierung als einer Glykogenspeicherung. Die „Aufhängung" und die Frontallamelle bewirken ein begrenztes Körnerfeld und verhindern so in Zeiten starken Nahrungsangebotes eine Wanderung der Glykogenkörner durch den Körper. Auch ein Zusammenhang zwischen der Kernaufhängung und den Stoffwechselvorgängen des Makronukleus wäre denkbar, d. h. der Frage des Transportes von Kernstoffen aus dem Kern und der Verteilung dieser Stoffe im Plasma.

Aufgrund dieser Überlegungen wurde die Bezeichnung „Kernaufhängung" durch den Ausdruck *ektoplasmatische Einhüllung des Kernapparates* ersetzt. Dieser Name ist in Bezug auf die Funktion neutral und weist auf die Feinstruktur hin.

V_4. Der Makronukleus besteht aus einer großen Zahl von Körpern, die positiv auf die Feulgen-Färbung reagieren, also aus Chromatin bestehen. Beim Mikronukleus ist das gesamte Chromatin

in der Mitte angehäuft. Jeder der beiden Kerne wird von einer Doppelmembran umgeben.

V_5. Im Bereich des spitztütenförmigen Mundrohres kann man zwei Ciliensysteme unterscheiden:

a) Eine dorsal liegende Membranellenzone mit einer Viererperiode von Cilienreihen und dazwischenliegenden Versteifungen, den Leisten. Diese Membranellen ragen frei ins Lumen und bewegen sich von vorn nach hinten.

b) Eine in Richtung des Rohres verlaufende Leiste, den Dorn, hinter deren freien Rändern zwei einzelne Cilienreihen entspringen. Sie bilden je eine undulierende Membran. Die Cilienlänge der beiden Reihen ist unterschiedlich.

V_6. Bei beiden *Nyctotherus*arten werden zusammen sechs verschiedene Typen fibrillärer Strukturen unterschieden. Nr. 1 — die normalen Körpercilienwurzeln — kommt nur bei *N. ovalis* vor. Nr. 2—4 — die Wurzeln der Membranellen, die Mikrofibrillen, die mit den Cilienwurzeln der undulierenden Membran in Verbindung stehen und die versteifenden Fibrillen am Mundrohr — werden bei beiden *Nyctotherus*arten gefunden. Nr. 5 und 6 — die unstrukturierten Mikrofibrillen im Ektoplasma und die strukturierten Mikrofibrillen am cilienfreien Rand des Peristoms — sind auf *N. cordiformis* beschränkt. Die Mikrofibrillen 3 u. 4 gehören möglicherweise dem gleichen System an.

V_7. Es wurde beobachtet, daß Bakterien und Mitochondrien in einer Art Verballung dicht beieinander liegen, so daß eine stoffwechselphysiologische Beziehung zwischen beiden angenommen werden kann.

Literaturverzeichnis

Die mit * bezeichneten Arbeiten wurden nur im Referat gelesen.
Das Literaturverzeichnis enthält auch die Autoren, die nur in der ungekürzten Fassung erwähnt wurden.

1. Armer, J. M.: Influence of the diet of Blattidae on some of their intestinal Protozoa. J. of Parasitol. *30* 131—142 (1944).
2. Bhatia, B. L. u. Gulati, A. N.: On some parasitic ciliates from Indian frogs, toads, earthworms and cockroaches. Arch. Protistenk. *57* 85—120 (1927).
3. Bütschli, O.: Protozoa. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs *I* (1889).
4. Chen, L.: Züchtungsversuche an parasitischen Protozoen von *Poriplaneta orientalis (Endamoeba blattae, Nyctotherus ovalis, Lophomanas blattarum)*. Paras. *6* 207—219 (1934).

5. Corliss, J. O.: The buccal apparatus and systematic status of *Glaucoma frontata*. J. Morphol. *94* 199—214 (1954).
6. — Proposed Uniformity in naming „mouth parts" in Ciliates. J. Protozool. *2* Suppl. 12 (1955).
7. Doflein, F., Reichenow, E.: Lehrbuch der Protozoenkunde, 6. Aufl. Jena (VEB Gustav Fischer) (1953).
8. Dutta, G. P.: The cytoplasmic inclusions of *Nyctotherus macropharyngeus:* histochemical studies. Quart. J. micr. Sci. *99* 517—521 (1958).
9. Engström, A., Fineau, J. B.: Biological ultrastructure New York (1958).
10. Entz, G.: Über Organisationsverhältnisse von *Nyctotherus piscicola* (Daday). Arch. Protistenk. *29* 364—386 (1913).
11. Fauré-Fremiet, E.: Symbiontes bacteriens des cilies du genre *Euplotes*. C. R. Ac. Sci. Paris *235* 402—403 (1952).
12. — Morphology of Protozoa. Annual Rev. of Microbiol. *7* 1—18 (1953).
13. — Mitochondries et bactéries symbiotes chez les ciliés de genre *Stentor*. Symp. Finestructure of Cells *31* Leiden (1954).
14. —, Gauchery, M.: La réduction des sels de tetrazolium par les Infusoires Ciliés. C. R. Soc. Biol. Paris *148* 640—642 (1951).
15. —, Rouiller, Ch.: Microscopie électronique des structures ectoplasmiques chez les ciliés de genre *Stentor*. C. R. Ac. Sci. Paris *241* 678—680 (1955).
16. — — La structure fine de ciliés; présentation de micrographies électroniques. Bull. Soc. zool. France *81* 168—170 (1956).
17. — —, Gauchery, M.: Les structures myoides chez les ciliés, étude au microscope électronique. Arch. anat. micr. et morphol. Exp. *45* 139 (1956).
18. — — — L'appareil squelettique et myoide des urcéolaires; étude au microscope électronique. Bull. Soc. zool. France *81* 77—85 (1956).
19. — Microscopie électronique de quelques Ciliés. Bull. Soc. zool. France *81* 9—11 (1956).
20. —, Breton-Gorius, J.: Microscopie électronique des membranelles vibratiles de quelques ciliés. C. R. Soc. Biol. Paris *149* 872 (1956).
21. —, Rouiller, Ch.: Réseau caniculaire dans les myonèmes endoplasmique de quelques ciliés. C. R. Ac. Sci. Paris *246* 2039—2042 (1958).
22. Fernandez-Galiano, E.: Los cilios tactiles de *Nyctotherus cordiformis*. Bol. Soc. Espan. Hist. nat. *46* 219—230 (1948).
23. Frey-Wyssling, A.: Die submikroskopische Struktur des Cytoplasmas. Protoplasmatologia *2* A 2 (1955).
*24. Gellért, J.: Contribution aux conditions des cils vibratils du *Nyctotherus cordiformis* (Ehrenberg). (Text ungarisch, franz. Resumé). Annal. Biol. hung. *1* 361 (1952).
25. Grassé, P.: Embranchement des Protozoaires. In: Grassé, Traité de Zoologie *1* Paris (1952).
26. — Sur quelques *Nyctotherus* (Infusoires heterotriches) nouveaux ou peu connus. Ann. Protist. *1* 55—68 (1928).
27. Harms, H.: Handbuch der Farbstoffe für die Mikroskopie Teil II. Kemp-Lintfort (Staufen) (1957).
28. Jakus, M. A.: Studies on the cornea II. The fine structure of Descements. J. Biophys. Biochem. Cytol. 2 Suppl. 243—252 (1956).
29. Kahl, A.: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). In: Dahl, Die Tierwelt Deutschlands 18. Teil (1935).

30. Klein, B. M.: Die Silberliniensysteme der Ciliaten. Arch. Protistenk. *62* 177—260 (1928).
31. Koch, A.: Über das Vorkommen von Mitochondrien in Mycetocyten. Z. Morphol. Ökol. *19* 259—290 (1930).
32. Kudo, R. R.: Studies on *Nyctotherus ovalis* Leidy with special reference to its nuclear structure. Arch. Protistenk. *87* 10—42 (1936).
33. Kümmel, G.: Die Gleitbewegung der Gregarinen. Elektronenmikroskopische und experimentelle Untersuchungen. Arch. Protistenk. *102* 501—522 (1958).
34. Lehmann, F.: Der Feinbau der Organoide von *Amoeba proteus* und seine Beeinflussung durch verschiedene Fixierstoffe. Ergebn. Biol. *21* 88—127 (1959).
35. Liebmann, H.: Bakteriensymbiose bei Faulschlammciliaten. Biol. Zbl. *57* 442 (1937).
36. Lom, J.: Pathologische Veränderungen im Makronukleus des Infusoriums *Nyctotherus cordiformis* Stein in der Kultur. Vest. Cs. Zool. Spol. *19* 163—174 (1955).
37. — Experiments with the cultivation of our three species of the genus *Nyctotherus* and of *Balantidium entozoon* and *B. coli*. Vest. Cs. Zool. Spol. *20* 16—61 (1956).
*38. — Polysaccharide reserves of ciliates of the genus *Balantidium* and *Nyctotherus*. Cs. Biol. *4* 397 (1955).
39. — Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Ciliaten aus Evertebraten II. *Jirovecella hegemonies* n.g.n.sp. Arch. Protistenk. *102* 229—240 (1957).
40. Luft, J. H.: Permanganate: a new fixation for electron microscopy. J. Biophys. Biochem. Cytol. *2* 799—801 (1956).
41. Lwoff, A.: Problems of Morphogenesis. New York (1950).
42. Maier, N.: Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. Protistenk. *2* 73 (1906).
43. Mello, I. de, Carvalho, F., Gaitondo, A.: Cytological Studies on *Nyctotherus ovalis* with special reference to its morphological types. Proc. Ind. Acad. Sci. *1* 249—257 (1934).
44. Metz, C. B.: The fibrillar system of ciliate Protozoa as revealed by the electron microscope. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. *69* 103 (1953).
45. —, Pitelka, D. R., Westfall, J. A.: The fibrillar system of ciliates as revealed by electron microscope. Biol. Bull. *104* 408—425 (1953).
46. Meyer, G. F., Frank, W.: Elektronenmikroskopische Studien zur intracellulären Symbiose verschiedener Insekten I. Untersuchungen des Fettkörpers und der symbiontischen Bakterien der Küchenschabe. Z. Zellforsch. *47* 29—42 (1957).
47. Noirot-Timothée, C.: Etude au microscope électronique des fibres retrociliaires des Ophryoscolecidae: leur ultrastructure, leur insertion, leur rôle possible. C. R. Ac. Sci. Paris *246* 1286—1289 (1958).
48. — L'ultrastructure de la limite ectoplasme-endoplasme et des fibres formant la caryophore chez les ciliés du genre *Isotricha* Stein. C. R. Ac. Sci. Paris *247* 692—695 (1958).
49. — L'ultrastructure du blépharoplast des Infusoires ciliés. C. R. Ac. Sci. Paris *246* 293—295 (1958).
50. Pai, K. T., Wang, C. C.: The variation of *Nyctotherus ovalis* and its fibrillar system. Sinensia, Shanghai *18* 43—58 (1948).
51. Parducz, B. Das interciliäre Fasernsystem in seiner Beziehung zu gewissen Fibrillenkomplexen. Acta biol. *8* 191 (1958).

52. Puytorac, P. de: Hématophagie chez *Nyctotherus scinici sp.*, nov., Cilié hétérotriche parasite de *Scincus scincus*. Remarques sur les Nyctothères. Bull. Soc. zool. France *79* 121 (1954).
53. — Origine infarciliaire des fibres squelettiques des certains Infusoires astomes et présence d'un ergastoplasme chez ces ciliés. C. R. Ac. Sci. Paris *246* 3186—3188 (1958).
54. Randall, J. T., Jackson, S. F.: Fine structure and function in *Stentor polymorphus*. J. Biophys. and Biochem. Cytol. *4*, 6 807—830 (1958).
55. — Fine structure of some ciliate Protozoa. Nature *178* 9—14 (1956).
56. — The fine structure of the Protozoon *Spirostomum ambiguum*. Symp. Soc. Exp. Biol. Mitochondria and other cytoplasmic inclusions *10* 185—198 (1955).
57. Rauen, H. M.: Biochem. Taschenbuch. Berlin-Göttingen-Heidelberg (Springer) (1956).
58. Reichenow, E.: Ergebnisse der Nuclealfärbung bei Protozoen. Arch. Protistenk. *61* 144—166 (1928).
59. Romeis, B.: Mikroskopische Technik 15. Aufl. München (Leibniz) (1948).
60. Rosenberg, L. E.: The neuromotor system of *Nyctotherus hylae*. Univ. Calif. Publ. Zool. *41* 249 (1937).
61. Rouiller, Ch., Fauré-Fremiet, E., Gauchery, M.: Origine ciliaire des fibrilles scléroprotéiques pédonculaires chez les ciliés peritriches. Exp. Cell Res. *11* 527—541 (1956).
62. — — — Les tentaculus d'Ephelota; Etude au microscope électronique. J. Protozool. *3* 194—200 (1956).
63. — — The pharyngeal protein fibres of the Ciliates. Electron Microscopy, Proceeding of the Stockholm conference, 216—218 Stockholm (1956).
64. — — Ultrastructure réticulée d'une fibro squelettique chez un Cilié. J. Ultrastr. Res. *1* 1—13 (1958).
65. — — Ultrastructure des Cinétosomes à l'état cilifère chez un Cilié péritriche. J. Ultrastr. Res. *1* 289—294 (1958).
66. Roth, L. E.: Aspects of ciliary fine structure in *Euplotes patella*. J. Biophys. Biochem. Cytol. *2* Suppl. 235—242 (1956).
67. — An electron microscope study of the cytology of the Protozoan *Euplotes patella*. J. Biophys. Biochem. Cytol. *3* 985—1000 (1957).
68. — Ciliary coordination in the Protozoa. Exp. Cell Res. *5* Suppl. 573—585 (1958).
69. — A filamentous component of Protozoan fibrillar systems. J. Ultrastr. Res. *1* 223—234 (1958).
70. Saszuchin, D. N.: Zur Frage über Parasiten der Protozoen. Parasiten von *Nyctotherus ovalis*. Arch. Protistenk. *64* 61—70 (1928).
71. Schuberg, A.: Die Protozoen des Wiederkäuermagens. Zool. Jb. Abt. Syst. *3* 365—418 (1888).
72. Sedar, A. W., Porter, K. R.: The fine structure of cortical components of *Paramaecium multimicronucleatum*. J. Biophys. Biochem. Cytol. *1* 583 bis 604 (1955).
73. Stein, F.: Der Organismus der Infusionstiere. II. Abt. Wien (1867).
74. Ten Kate, C. G.: Über das Fibrillensystem der Ciliaten. Arch. Protistenk. *57* 362—426 (1927).
75. — Über das Fibrillensystem der Ciliaten. 2. Das Fibrillensystem der Isotrichen. Arch. Protistenk. *62* 328—354 (1928).

76. Westphal, A.: Studien über Ophryoscoleciden in der Kultur. Z. f. Parasitenk. *7* 71—117 (1935).
77. Wetzel, A.: Vergleichend cytologische Untersuchungen an Ciliaten. Arch. Protistenk. *51* 209—304 (1925).
78. Wichtermann, R.: Division and konjugation in *Nyctotherus cordiformis* (Ehr.) Stein with special reference to the nuclear phenomena. J. Morphol. *60* 563 (1936).
79. Wigglesworth, F. R. S.: The use of osmium in the fixation and staining of tissues. Proc. R. Soc. B *147* 185—199 (1957).
80. Zeliff, C. C.: A new protozoan from the larva of the beetle *Osmoderma scabra*. Proc. of the U.S. Nat. Mus. *82* 1—3 (1937).
81. Zulueta, A.: Sobre la estructura y biparticion de *Nyctotherus ovalis* Leidy. Trab. Mus. Nac. Cien. Nat. Ser. Zool. *26* 5—16 (1916).

Lebenslauf

Ich, Carla Brigitte Stahlmann, wurde am 26. Januar 1935 als Tochter des Kaufmanns Heinrich Stahlmann und seiner Ehefrau Luise, geb. Geißler, in Berlin-Lichterfelde geboren.

Im Zuge der Evakuierung siedelte meine Familie 1943 nach Waltershausen (Thür.) über. Als wir 1948 nach Berlin zurückkehrten, trat ich in die Gertraudenschule, Oberschule wissenschaftlichen Zweiges neusprachlichen Zuges, in Dahlem ein, wo ich am 2. März 1955 die Reifeprüfung ablegte.

Ich studierte ab Sommermester 1955 fünf Semester Zoologie, Botanik, Chemie und Physik an der Freien Universität Berlin und bestand im Sommersemester 1957 das Vordiplom in den genannten Fächern.

Dann ging ich für zwei Semester nach München. Die letzten drei Semester seit dem Wintersemester 1958/59 verbrachte ich wieder in Berlin.

In München nahm ich am ersten Teil des zoologischen Großpraktikums unter Leitung von Herrn Prof. v. Frisch teil. Den zweiten Teil des zoologischen Großpraktikums absolvierte ich in Berlin unter Leitung von Herrn Prof. Ulrich. Das botanische Großpraktikum besuchte ich an der Technischen Hochschule in München unter Leitung von Herrn Prof. Gistl.

Während der beiden Münchner Semester hörte ich Vorlesungen von Frau Prof. Beutler und den Herren Professoren Autrum, Butenandt, v. Frisch, v. Holst, Jakobs, Kaestner, Koch, Liebmann, Lorenz und Ziegler.

In Berlin waren meine akademischen Lehrer in Zoologie die Herren Professoren Günther, Herter, Kemper, Lüers und Ulrich. In Botanik die Herren Professoren Drawert, Eckardt, Schmidt, Schulze, Werdermann und Frau Dr. Thielke; in Chemie die Herren Professoren Jahr, Lautsch und Ueberreiter und in Physik Herr Prof. Lassen.

Allen meinen Lehrern bin ich zu herzlichem Dank verpflichtet.

Carla Stahlmann